

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

STÉPHANE SACOTTE

VARIATIONS COMPORTEMENTALES ET MORPHOLOGIQUES CHEZ DEUX FORMES

D'OMBLE DE FONTAINE : LES MÉCANISMES SOUS-JACENTS

AU POLYMORPHISME TROPHIQUE

JANVIER 2006

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur, le Dr Pierre Magnan, pour ce projet de maîtrise qu'il m'a généreusement offert et pour la confiance qu'il m'a accordée à toutes les étapes de la réalisation de ce projet. Je tiens également à remercier les membres de mon comité d'évaluation, soit le Dr Hélène Glémet et le Dr Gilbert Cabana pour les commentaires et suggestions apportés lors de la présentation de mes résultats de recherche et pour l'évaluation de mon mémoire.

Plusieurs étudiants et membres de mon laboratoire ont été mis à grande contribution lors de ce projet de maîtrise. Pour l'échantillonnage sur les frayères, je tiens à souligner le travail de Chantal Fournier, Raphaël Proulx, Angélique Dupuch et Yves Paradis. Je conserverai de très beaux souvenirs des journées de pêche sur le lac Ledoux. Bon nombre d'étudiants courageux m'ont également été d'une aide inestimable en ce qui a trait à l'élevage des poissons. Malgré les problèmes de physico-chimie, les bris techniques ou les pannes d'électricité, ils ont su donner des soins de qualité à mes jeunes poissons et surtout, ils ont su les maintenir en vie. Donc, un grand merci à Guillaume Lafond et Étienne Drouin pour leur excellent travail. Je tiens également à souligner la grande contribution de Mélanie Froment et de Sylvain Thélème, pour leur effort constant tant au niveau de l'entretien que de l'aide apportée lors des expériences comportementales, ou encore, pour l'échantillonnage de daphnies dans des endroits plutôt inusités. Je me dois également de remercier ceux et celles qui ont répondu à ma place à des alertes nocturnes (les vraies comme les fausses) lors de l'élevage des poissons. Finalement, je voudrais remercier Sébastien Rouleau et Andréa Bertolo avec qui j'ai eu des discussions des plus stimulantes concernant les analyses statistiques.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire comporte quatre chapitres principaux. En lien avec le règlement D45-46-47 relatif à la présentation du mémoire sous forme d'article scientifique pour le programme de maîtrise en sciences de l'environnement (3403), on retrouve tout d'abord un premier chapitre qui est le résumé substantiel en français du projet de maîtrise.

Le second chapitre est une mise à jour de la revue de littérature présentée dans le cadre du cours séminaire I (ECL-6005).

Les chapitres suivants (3 et 4) sont les deux articles découlant de mes projets de recherche. Le premier article (chapitre 3) traite des différences comportementales chez deux formes lacustres d'omble de fontaine, (*Salvelinus fontinalis*), élevées en laboratoire. Cet article a été soumis à la revue scientifique *Evolutionary Ecology Research*.

Le deuxième article (chapitre 4) compare la morphologie de ces deux formes d'omble de fontaine et de lignées issues de leur croisement réciproque. Le rôle de l'habitat dans le façonnement de la morphologie est également abordé dans cet article. Cet article sera soumis à la revue scientifique *Biological Journal of the Linnean Society*.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	II
AVANT-PROPOS	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
LISTE DES FIGURES.....	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	IX
PREMIER CHAPITRE : RÉSUMÉ SUBSTENTIEL.....	X
INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE	X
OBJECTIFS SPÉCIFIQUES.....	XI
MATÉRIELS ET MÉTHODES	XI
<i>Volet comportemental</i>	XII
<i>Volet morphologique</i>	XII
RÉSULTATS	XIII
<i>Volet comportemental</i>	XIII
<i>Volet morphologique</i>	XIII
DISCUSSION	XIV
<i>Volet comportemental</i>	XIV
<i>Volet morphologique</i>	XVI
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	XIX
DEUXIÈME CHAPITRE : RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	1
RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	1
PRINCIPALES DIVERGENCES ENTRE LES FORMES SYMPATRIQUES	1
<i>Les variations comportementales</i>	1
<i>Les variations morphologiques</i>	2
<i>Les variations dans le cycle vital</i>	3
<i>Les variations spatio-temporelles de la fraie</i>	4
LES CIRCONSTANCES FAVORABLES.....	5
<i>La ressource et l'habitat</i>	5
<i>La compétition</i>	5
LES MÉCANISMES SOUS-JACENTS	6
<i>La sélection</i>	6
<i>La plasticité phénotypique et la génétique</i>	7
LA SPÉCIATION SYMPATRIQUE	9
<i>L'isolement reproducteur</i>	9
<i>La sélection contre les hybrides</i>	11
RÔLE POTENTIEL DE L'EFFET PARENTAL SUR LE PROCESSUS DE DIVERSIFICATION.....	12
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	14
TROISIÈME CHAPITRE.....	20
INHERITED DIFFERENCES IN MORPHOLOGY AND FORAGING BEHAVIOUR IN OFFSPRING OF TWO FORMS OF LACUSTRINE BROOK CHARR.....	20

DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES ET COMPORTEMENTALES HÉRITÉES CHEZ LA PROGENITURE DE DEUX FORMES LACUSTRES D'OMBLE DE FONTAINE.....20

RÉSUMÉ.....	22
MOTS CLÉS.....	22
ABSTRACT	23
KEYWORDS	23
INTRODUCTION	24
MATERIALS AND METHODS	26
<i>Experimental fish and rearing conditions</i>	26
<i>Experimental conditions</i>	27
<i>Morphological analyses</i>	28
<i>Activity patterns</i>	28
<i>Foraging behaviour</i>	29
<i>Statistical analysis</i>	30
RESULTS.....	32
<i>Morphological variations</i>	32
<i>Activity pattern</i>	32
<i>Foraging behaviour</i>	33
DISCUSSION	33
<i>Morphological variations</i>	34
<i>Behavioural variations</i>	36
ACKNOWLEDGEMENTS	39
REFERENCES	39
FIGURE CAPTIONS.....	47
QUATRIÈME CHAPITRE.....	54
THE UNDERLYING NATURE OF MORPHOLOGICAL VARIATIONS IN TWO LACUSTRINE BROOK CHARR ECOTYPES.....	54
LA NATURE SOUS-JACENTE DES VARIATIONS MORPHOLOGIQUES CHEZ DEUX FORMES LACTUSTRES D'OMBLE DE FONTAINE	54

RÉSUMÉ.....	56
MOTS CLÉS.....	56
ABSTRACT	57
KEYWORDS	57
INTRODUCTION	58
MATERIALS AND METHODS	60
<i>Experimental fish and rearing conditions</i>	60
<i>Reciprocal transplant experiment</i>	61
<i>Morphological description and variable transformations</i>	62
<i>Statistical analysis</i>	63
RESULTS.....	64
<i>Heritability and morphological position of reciprocal crossed fish (4-month-olds)</i>	64
<i>Reciprocal transplant experiment (9-month-olds)</i>	66
DISCUSSION	67
<i>Heritability and morphological position of the reciprocal crossed fish (4-month-olds)</i>	67

<i>Reciprocal transplant experiment (9-month-olds)</i>	68
ACKNOWLEDGEMENTS	70
REFERENCES	71
FIGURE CAPTIONS	80

LISTE DES FIGURES

- Fig. 3.1. Locations of the morphological characters related to feeding efficiency and swimming measured on the left side of the young-of-the-year brook charr. MHL: mid-head length; SL: snout length; LJL: lower jaw length; MBL: maxillary bone length; HL: head length; HDE: head depth at the eye; HDO: head depth at the operculum; PFL: pectoral fin length; DFL: dorsal fin base length; BD: body depth; CPD: caudal peduncle depth; BW: body width; MW: mouth width.49
- Fig. 3.2. Frequency distribution of the discriminant scores for littoral (filled bars) and pelagic (open bars) individuals. Sample size for the analysis comprised 300 littoral and 300 pelagic individuals from the foraging experiments with benthic and zooplanktonic prey (pooled). .50
- Fig. 3.3. Size-adjusted pectoral and dorsal fin lengths for each adult female brook charr (a), each adult male brook charr (b), and the means (\pm SE) for their progeny (c). Filled circle represent the littoral families while open circles represent the pelagic families. The morphological characters were adjusted to a total length of 300 mm and 71 mm for adults and the progeny respectively.....51
- Fig. 3.4.(a), percent time spent by the littoral (filled bars) and pelagic (open bars) individuals for each activity pattern. The five intervals depth (cm) correspond to the time spent to hovering at a given depth; (b), percent time spent by the littoral and pelagic individuals on total active swimming, hovering and inactive behaviour.52
- Fig. 3.5. Box plots illustrating feeding performance of individual littoral and pelagic families and for the littoral and pelagic families pooled together (a) on zooplanktonic prey and (b) benthic prey. Actual capture rate data are presented here, but statistical analyses were performed on log-transformed data.53
- Fig. 4.1. Representation of the artificial habitats simulating pelagic and littoral lacustrine conditions in the 76-L experimental tanks. Top (a) and lateral (b) views of the pelagic and littoral habitats.82
- Fig. 4.2. Location of the morphological characters related to feeding and swimming measured on the left sides of the young-of-the-year brook charr. SL: snout length; LJL: lower jaw length; HL: head length; HD: head depth at the operculum; MW: mouth width; PFL: pectoral fin length; DFB: dorsal fin base length; BD: body depth; CPD: caudal peduncle depth; BW: body width.83
- Fig. 4.3. Size-adjusted pectoral and dorsal fin lengths for each adult female brook charr (a), each adult male brook charr (b), and the mean (\pm SE) for their progeny (c). For adults, filled circles represent the littoral individuals while open circles represent the pelagic individuals. LLx (littoral individuals) and PPx (pelagic individuals) represent the individuals used for the creation of family x. For the young-of-the-year, the filled circles represent the littoral families (LLx), the open circles the pelagic families (PPx), the filled triangles the families

from crosses between a littoral female and a pelagic male (LPx), and the open triangles the families from crosses between a pelagic female and a littoral male (PLx). The left panels represent the adults and the progeny from the 2002 cohort; the right panels represents the adults and the progeny from the 2003 cohort.....84

Fig. 4.4. Scatterplots of the individual scores from the discriminant function analysis (DFA) for the 2002 (a) and 2003 (b) cohorts with 50% ellipsoids for each cross type plotted on the first two factors. The solid-line ellipses represent the individuals of the pure forms (LL and PP); the dashed-line ellipses represent the individuals from crosses between the pure forms (LP and PL).85

Fig. 4.5. Principal component analysis (PCA) indicating the position of each family. Each symbol represents the centroid of a single family: filled circles represent the littoral families, open circles represent the pelagic families, filled triangles represent the families from crosses between littoral females and pelagic males, and open triangles represent the families from crosses between pelagic females and littoral males. The arrows represent the correlations between individual scores and morphometric characters (see Fig. 2 for character abbreviations). The left panels represent the 2002 cohort; the right panels the 2003 cohort. Dotted ellipses regroup the littoral and pelagic families.....86

Fig. 4.6. Principal component analysis (PCA) indicating the positions of the cross type. Each symbol represents the centroid of a cross type in a given habitat (L: littoral; P: pelagic). The filled circles represent the LL groups, the open circles represent the PP groups, the filled triangles represent the LP groups, and the open triangles represent the PL groups. The arrows represent the correlations between individual scores and morphometric characters (see Fig. 2 for character abbreviations). The left panels represent the 2002 cohort; the right panel the 2003 cohort.87

Fig. 4.7. Reaction norms for the 2002 (a) and 2003 (b) cohorts expressed by each cross type. The filled circles represent cross types in the littoral habitat, while open circles represent cross types in pelagic habitat. The error bars (*SE*) were calculated from the mean of the three families for each given cross type. The error cannot be calculated in 2002 for the LP and PL groups (*n*=2) due to missing families. Thus, the smaller dots represent the mean value for the families of these cross types.....88

LISTE DES TABLEAUX

- Table 3.1. Results of the discriminant function analysis to compare shape characteristics of littoral and pelagic brook charr reared in the laboratory (backward selection procedure). ...46
- Table 4.1. Number and percentage of individuals correctly reclassified to each cross type by the discriminant function analysis. The jackknife method of classification was used to cross-validate group attribution. The numbers in bold correspond to the number of individuals correctly reclassified within each cross type.....77
- Table 4.2. Results of the discriminant function analysis on the size-adjusted morphological measurements of the 4-month-old brook charr and univariate mixed models to test for the effect of the cross type on the morphology. The family nested within the cross type was used as the random effect. The values in bold represent the highest score for a morphological character in the discriminant function analysis.78
- Table 4.3. Reaction norm means (% and mm) expressed by each cross type for all morphological variables. The reaction norm represents the morphological difference between the mean of a given character across habitat type for each cross type; the univariate mixed models test for the effect of cross type, habitat, and their interaction on the morphology after the reciprocal transplant experiment (9-month-olds). Family [cross type \times habitat] was used as the random effect.....79

PREMIER CHAPITRE : RÉSUMÉ SUBSTENTIEL

Introduction et problématique générale

Le polymorphisme trophique est un phénomène largement répandu chez les poissons des lacs post glaciaires de l'hémisphère nord (Robinson & Wilson, 1994; Smith & Skúlason, 1996). Dans ces lacs, on retrouve principalement deux types d'habitats fonctionnels, soit un habitat associé à la zone littorale et un autre à la zone pélagique. Les études sur le polymorphisme trophique rapportent généralement l'existence de deux formes (littorale et pélagique) associées à ces habitats respectifs (Skúlason & Smith, 1995; Smith & Skúlason, 1996; Skúlason *et al.*, 1996). Le relâchement de la compétition interspécifique et la présence de niches écologiques vacantes seraient les principaux facteurs responsables de cette diversification trophique au sein des communautés lacustres de poisson (Schluter & McPhail, 1992; Skúlason & Smith, 1995).

Plusieurs études récentes effectuées dans des lacs du Bouclier Canadien tendent à démontrer que l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, affiche un polymorphisme trophique, où certains individus sont mieux adaptés à s'alimenter de proies benthiques dans la zone littorale, alors que d'autres sont mieux adaptés à s'alimenter de zooplancton dans la colonne d'eau (Bourke *et al.*, 1997; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002; 2004). Ces différences dans la sélection de l'habitat et l'exploitation de la ressource sont reliées à des différences au niveau de la morphologie; la forme littorale est généralement plus trapue et présente des nageoires pectorales et dorsale plus longues que la forme pélagique (Bourke *et al.*, 1997; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002; Marchand *et al.*, 2003).

D'autre part, les variations dans les comportements sont généralement perçues comme étant l'étape initiale de l'évolution du polymorphisme trophique (Smith & Skúlason, 1996). Tout d'abord, la présence d'un type de ressource stable dans le temps et l'espace favoriserait le développement de nouvelles méthodes de captures chez des individus flexibles dans leur comportement. Cette flexibilité comportementale permettrait ensuite l'évolution de la spécialisation comportementale sur ce nouveau type de ressource. Finalement, l'apparition de phénotypes au niveau de la morphologie surviendrait par la suite pour faciliter l'exploitation de la ressource et en retour, renforcer les comportements pré-établis (McLaughlin *et al.*, 1999; McLaughlin, 2001; Adams *et al.*, 2003). Tout dépendant des systèmes, l'hérédité (Skúlason *et al.*,

1993; Adams *et al.*, 2002; Andersson, 2003), certaines formes d'apprentissage (Ehlinger, 1989; 1990) ou la flexibilité dans les comportements d'alimentation en relation avec la variabilité spatio-temporelle de la ressource (Dill, 1983) sont proposées pour expliquer les variations comportementales entre des formes divergentes.

Au même titre que pour les variations comportementales, la génétique est parfois évoquée pour expliquer les différences morphologiques (Robinson & Wilson, 1994). Cependant, les poissons des lacs post glacières sont reconnus pour avoir la capacité d'ajuster leur morphologie en fonction de l'habitat qu'ils exploitent (Robinson & Parsons, 2002). En ce sens, cette caractéristique désignée sous le nom de plasticité phénotypique se définit comme étant la capacité d'un génotype à produire plus d'un phénotypes au niveau comportemental, morphologique ou physiologique en réponse à un signal environnemental spécifique (West-Eberhard, 1989). De ce fait, la plasticité phénotypique peut élargir l'éventail des environnements à l'intérieur desquels un génotype donné peut fonctionner efficacement (Behera & Nanjundiah, 1995).

Objectifs spécifiques

À partir d'individus de formes littorale et pélagique élevés en laboratoire, un des objectifs de cette étude visait à 1) déterminer si les différences comportementales observées en nature (patron d'activité et comportement alimentaire) persistaient au niveau de la progéniture élevée en laboratoire. Au point de vue morphologique, nos objectifs visaient à 2) déterminer si la progéniture issue de croisements réciproques entre les deux formes (littorale et pélagique) allait présenter une morphologie intermédiaire à celle des spécialistes (composante génétique) et 3) si l'exposition à des habitats artificiels littoraux et pélagiques pouvait induire des variations au niveau de la morphologie (plasticité phénotypique).

Matériels et méthodes

À l'automne 2002 et 2003, nous avons capturé des individus littoraux et pélagiques sur la principale frayère du lac Ledoux (réserve Mastigouche, Québec, Canada). Les individus étaient sélectionnés d'après une caractérisation morphologique. Des droites de régression impliquant la longueur des nageoires pectorales et dorsale en fonction de la longueur totale permettaient la discrimination des deux formes; les individus littoraux ont des nageoires ajustées plus grande que

celles des individus pélagiques (voir Bourke *et al.* 1997). Pour chaque année, nous avons créé trois familles de forme littorale (LL), trois familles de forme pélagique (PP) et six familles issues de croisements entre les deux formes (3 familles : femelle littorale \times male pélagique (LP) et 3 familles : femelle pélagique \times male littoral (PL)). Les œufs ont été fertilisés sur place d'après la méthode sèche détaillée par Piper *et al.* (1982) pour ensuite être transportés en laboratoire afin de procéder à leur incubation.

Volet comportemental

Les expériences sur les comportements ont été effectuées uniquement avec les familles de formes pures (LL et PP) issues de la cohorte de 2003. Les expériences se sont déroulées dans des aquariums (50-l ; longueur 50 cm \times largeur 25 cm \times épaisseur 40 cm). Pour les comportements de nage, nous avons divisé les aquariums en cinq profondeurs. Le temps (en seconde) consacré à l'ensemble des comportements suivants a été enregistré : la nage active, la nage lente, la position stationnaire à une profondeur donnée et l'immobilité au fond. Pour les comportements d'alimentation, nous avons utilisé des *Daphnia* sp. (alimentation de type pélagique dans la colonne d'eau) et des vers de sang (alimentation de type littoral sur le substrat). Pour les expériences sur les comportements d'alimentation, nous avons noté le nombre de captures (captures \cdot min⁻¹ \cdot poisson⁻¹), le temps de réaction (initiation de la première attaque en seconde) et le nombre de rejets (rejets \cdot poisson⁻¹). Plusieurs caractères morphologiques ont été mesurés afin de déterminer s'il existe des différences morphologiques entre les deux formes (Fig. 3.1).

Volet morphologique

Nous avons tout d'abord comparé la morphologie de chaque type de croisement (LL, LP, PL et PP) sur la base de 10 descripteurs morphologiques (Fig. 4.1). Nous avons procédé à un premier échantillonnage sur des poissons âgés de 4 mois suivants leur première alimentation d'origine exogène. À l'âge de 5 mois, nous avons effectué une expérience de transplantation réciproque. Les familles de chaque type de croisement ont été exposées à des habitats artificiels qui simulent les conditions lacustres littorales (alimentation de grosses particules sur le substrat) et pélagiques (alimentation de petites particules dans la colonne d'eau) (Fig. 4.2). Les poissons ont été exposés à ces conditions durant 4 mois pour ensuite être mesurés afin de comparer leur morphologie.

Résultats

Volet comportemental

Les analyses morphologiques ont démontré que les caractères utilisés pour identifier les deux formes en nature (nageoires pectorales et dorsale) persistent chez la progéniture élevée en laboratoire. Les individus issus de parents littoraux ont des nageoires plus longues que ceux issus de parents pélagiques (Table 3.1; Fig. 3.2 et 3.3).

Pour l'ensemble des comportements de nage mesuré, les analyses statistiques n'ont pas permis la mise en évidence de différences significatives entre les deux formes (Fig. 3.4). Pour les expériences avec le zooplancton, nous n'avons pas observé de différences significatives entre les deux formes au niveau du temps de réaction et du taux de captures (Fig. 3.5a). Cependant, les individus pélagiques ($1,95 \text{ captures} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{poisson}^{-1}$) ont affiché un taux de captures quelque peu supérieur à celui des individus littoraux ($1,55 \text{ captures} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{poisson}^{-1}$). Nous n'avons pas observé de rejet avec les proies zooplanctoniques (*Daphnia* sp.). Pour les expériences avec les proies benthiques, les individus littoraux ($3,35 \text{ captures} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{poisson}^{-1}$) ont démontré un taux de captures significativement supérieur à celui des individus pélagiques ($1,51 \text{ captures} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{poisson}^{-1}$) (Fig. 3.5b). Ces derniers ont effectué un plus grand nombre de rejets que les individus littoraux ($1,88$ et $0,43 \text{ rejets} \cdot \text{poisson}^{-1}$ pour les individus pélagiques et littoraux respectivement).

Volet morphologique

Pour les deux années, les caractères utilisés pour identifier les deux formes en nature (nageoires pectorales et dorsale) ont contribué à séparer les formes pures (LL et PP), ce qui suggère une base génétique derrière ces caractères morphologiques (Table 4.2; Fig. 4.3). L'analyse en fonction discriminante a permis de démontrer que les quatre types de croisement présentaient une morphologie caractéristique (2002: $\lambda' \text{ lambda} = 0,448$, $F = 10,41$, $P < 0,0001$; 2003: $\lambda' \text{ lambda} = 0,602$, $F = 5,96$, $P < 0,0001$), avec un pourcentage de reclassification de 54% et 45% pour les cohorte de 2002 et 2003 respectivement (Table 4.1 et 4.2; Fig. 4.4).

Cependant la position morphologique des individus issus de croisements réciproques entre les deux formes n'est pas intermédiaire à celle des spécialistes comme attendu (Table 4.1). Globalement, les analyses univariées n'ont pas permis d'observer de différences significatives

entre les types de croisement. Toutefois, les formes issues de croisements réciproques (LP et PL) sont morphologiquement plus près de la forme littorale que de la forme pélagique sur la base des nageoires pectorales et dorsale (Table 4.2).

Pour les expériences avec les habitats artificiels, nos résultats indiquent qu'il n'y a pas d'effets significatifs du type de croisement, de l'habitat ou de leur interaction sur la majorité des caractères morphologiques (Table 4.3). Cependant, la nageoire pectorale affiche une norme de réaction significative en 2002 avec une différence décroissante de longueur de l'habitat littoral à pélagique de 1% à 3% (Table 4.3; Fig. 4.7a). La même tendance s'observe en 2003 (mais non significativement) avec une différence décroissante de longueur de l'habitat littoral à pélagique de 0% à 3,2% (Table 4.3; Fig. 4.7b). D'autres caractères morphologiques (ex. : largeur de la bouche) semblent afficher une norme de réaction quelque peu similaire en direction et en amplitude d'un type de croisement à l'autre, mais les différences ne sont pas suffisamment marquées pour être détectées statistiquement. De plus, les types de croisement semblent converger morphologiquement au niveau de certains caractères. Les caractères utilisés pour identifier les écotypes en nature (nageoires pectorales et dorsale) ne permettent plus la séparation des formes pures (LL et PP) après les expériences de transplantation réciproque (Fig. 4.7ab)

Discussion

Volet comportemental

Cette étude révèle que les caractères utilisés pour identifier les deux formes d'omble de fontaine en nature (nageoires pectorales et dorsale) persistent chez la progéniture élevée dans des conditions similaires de laboratoire. Ces différences morphologiques entre les ombles de fontaine littorales et pélagiques du lac Ledoux sont reconnues pour être stables puisqu'elles ont été observées dans plusieurs autres études précédentes (voir Bourke *et al.*, 1997; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002; Marchand *et al.*, 2003; Proulx & Magnan, 2004).

L'hypothèse de différences dans les comportements de nage entre les deux formes élevées en laboratoire n'a pas été confirmée. Tout d'abord, la dimension des aquariums utilisés (50-l; longueur 50 cm x largeur 25 cm x épaisseur 40 cm) en comparaison avec le milieu naturel pourrait en partie expliquer pourquoi nous n'avons pas observé de différences significatives dans

les patrons d'activité, incluant la sélection de la profondeur. Par contraste, une étude précédente a démontré que les individus *S. fontinalis* (0+) étaient séparés en deux groupes en relation avec la profondeur de l'eau dans un lac du Bouclier Canadien (Venne & Magnan, 1995). À l'opposé de nos conditions expérimentales homogènes, l'habitat et la diversité de la ressource en nature sont reconnus pour jouer un rôle important dans l'évolution du polymorphisme trophique chez les poissons (Smith & Skúlason, 1996). De ce fait, les variations phénotypiques et le polymorphisme comportemental stable au niveau de certains traits (ex. : les comportements de nage) sont généralement plus marqués en nature que dans les expériences en laboratoire étant donné que les individus sont sévèrement restreints dans leur habileté à sélectionner leur habitat (Stamps, 2003).

Les expériences sur les comportements d'alimentation ont démontré que les individus littoraux sont significativement plus efficaces que les pélagiques à s'alimenter sur le benthos (taux de captures plus élevé et taux de rejets moins élevé), alors que ces derniers semblaient plus efficaces à s'alimenter de zooplancton. Ces résultats suggèrent qu'il y aurait une composante génétique derrière le polymorphisme trophique chez l'omble de fontaine. Toutefois, le contraste moins marqué dans le taux de capture des proies zooplanctoniques pourrait être un artefact relié à la façon dont les poissons ont été nourris durant leur élevage. À partir de leur première alimentation d'origine exogène jusqu'au commencement des expériences, les poissons des deux formes ont été nourris avec de la moulée commerciale de petite taille (0,5 et 0,7 mm) dont la distribution s'effectuait en continue sur un cycle de 12 heures depuis la surface. Les poissons des deux formes ont donc été acclimatés à un mode d'alimentation très similaire à l'alimentation pélagique.

D'un point de vue mécaniste, le taux de captures plus élevé et le taux de rejets plus faible des individus littoraux par rapport aux pélagiques pourraient être relié à une propension héritée à s'alimenter de proies benthiques. Dans la littérature, il est généralement admis que la sélection des proies et les rejets sont basés sur des contraintes imposées par la morphologie trophique du prédateur et de la taille de la proie (Skúlason *et al.*, 1993; Gill & Hart, 1994). Toutefois, dans un contexte de polymorphisme où les différences sont subtiles (comme chez l'omble de fontaine), les différences morphologiques liées à l'appareil trophique ne peuvent expliquer les différences dans la capture et les rejets au niveau de l'alimentation benthique. De ce fait, nos résultats

pourraient suggérer que la diversification des comportements d'alimentation n'est pas contrainte par la diversification morphologique étant donné que nous n'avons pas observé des différences importantes au niveau de la morphologie trophique entre les deux formes. De ce fait, nos observations supportent l'hypothèse que la diversification comportementale précéderait la diversification morphologique dans l'évolution du polymorphisme trophique chez les poissons (McLaughlin, 2001).

Volet morphologique

Nos résultats suggèrent qu'il y aurait une base génétique derrière les phénotypes des formes littorales et pélagiques du lac Ledoux; la progéniture issue de parents littoraux possède des nageoires pectorales et dorsale plus longues que la progéniture issue de parents pélagiques. Cependant, l'ensemble des résultats univariés indique qu'il n'y a pas d'effets significatifs du type de croisement sur la morphologie. Ces résultats suggèrent que les différences morphologiques entre les groupes (spécialistes et hybrides) sont beaucoup plus subtiles que celles observées chez d'autres paires sympatriques de poissons de l'hémisphère Nord (e.g. Malmquist, 1992; Skúlason *et al.*, 1993; Snorrason *et al.*, 1994; Adams *et al.*, 1998). La position morphologique des groupes issus de croisements réciproques (LP et PL) n'est pas intermédiaire aux spécialistes (LL et PP) pour les phénotypes discriminants (nageoires pectorales et dorsale). Cependant, un patron clairement défini est observable pour les deux années concernant la longueur de ces nageoires. Même si les résultats sont majoritairement non-significatifs, les individus pélagiques ont des nageoires plus courtes que les autres groupes et les individus issus de croisements réciproques sont morphologiquement plus près des individus littoraux que des individus pélagiques. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées pour expliquer de tels résultats. Tout d'abord, la séparation morphologique de certains géniteurs littoraux et pélagiques n'était peut être pas suffisamment contrastante pour induire un gradient morphologique. Toutefois, Smith & Skúlason (1996) mentionnent que les bases génétiques derrière le polymorphisme trophique restent encore peu comprises. Dans certains systèmes, les variations phénotypiques semblent suivre un modèle mendélien conventionnel. À titre d'exemple, les cichlides mangeurs d'écailles présentent un phénotype contrastant en lien avec l'orientation de l'appareil buccal. Certains individus présentent une asymétrie prononcée de la bouche vers la gauche, alors que d'autres présentent une asymétrie prononcée vers la droite. Cette variation morphologique semblerait être sous le

contrôle d'un locus à deux allèles, où la dextralité est dominante sur la sinistralité (Hori, 1993). En considérant que le flux génique entre les deux formes sympatriques d'omble de fontaine semble être important (Dynes *et al.*, 1999) et que les géniteurs sont sélectionnés sur la base de phénotypes extrêmes, on peut émettre l'hypothèse que la longueur des nageoires pectorales et dorsale pourrait être sous le contrôle d'un mécanisme génétique similaire à celui observé chez les cichlides mangeurs d'écaillés, où le phénotype « littoral » (nageoire longue) serait dominant sur le phénotype « pélagique » (nageoire courte). Toutefois, cette hypothèse ne peut être vérifiée puisque les variations inter et intra groupes ne sont pas suffisamment contrastantes pour identifier les phénotypes « littoraux et pélagiques » sur des individus dont les différences morphologiques sont subtiles (soit de l'ordre du dixième de millimètre).

Nos résultats suggèrent qu'une courte exposition (4 mois) à des habitats qui simulent les conditions artificielles littorales et pélagiques est suffisante pour induire des variations dans la morphologie. De ce fait, l'habitat qu'exploite l'omble de fontaine en nature semble être déterminant dans le façonnement de la longueur des nageoires chez les individus littoraux et pélagiques. Pour attester de la plasticité phénotypique, Scheiner (1993) mentionne qu'un caractère morphologique donné doit pouvoir changer rapidement pour s'adapter à un nouvel habitat. Les poissons du genre *Salvelinus* sont d'ailleurs reconnus pour détenir un potentiel élevé pour la plasticité phénotypique en réponse à des changements environnementaux (Noakes, 1989; McLaughlin *et al.*, 1994; Hutching, 1996). Cependant, l'effet de l'habitat sur la morphologie est moins contrastant que celui observé dans l'étude de Proulx & Magnan (2004) sur des poissons provenant du même système. Des différences dans les dispositifs expérimentaux pourraient expliquer en partie les différences observées entre les deux études. Les habitats artificiels (i.e. des bassins de 76-l) différaient de ceux utilisés par Proulx & Magnan (2004) (i.e. des bassins de 600-l), de même que la durée de l'expérience (i.e. 4 mois dans la présente étude vs. un an dans l'étude de Proulx & Magnan, 2004).

Dans une revue sur la plasticité, Robinson & Parsons (2002) fournissent une description exhaustive sur les changements morphologiques attendus reliés aux conditions littorales et pélagiques. Des nageoires paires (comme les nageoires pectorales) sont susceptibles d'être plus longues en milieu littoral qu'en milieu pélagique. D'un point de vue mécaniste, des nageoires

plus courtes réduiraient les coûts énergétiques en diminuant la friction avec l'eau, facilitant ainsi la recherche de proies largement dispersées dans la colonne d'eau (Gatz, 1979; Webb, 1984; Drucker & Lauder, 2003). Par contraste, des nageoires plus longues faciliteraient la nage stationnaire et les manœuvres de précision dans des espaces en trois dimensions, soit des caractéristiques utiles pour la recherche de proies cryptiques dans des environnements irréguliers (comme la zone littorale) (Gatz, 1979; Webb, 1984; Ehlinger, 1990; Robinson & Parsons, 2002). De ce fait, les changements directionnels observés au niveau de la longueur de la nageoire pectorale dans la présente étude sont en accord avec les prédictions formulés par Robinson & Parsons (2002), ce qui suggère que les différences morphologiques entre les individus littoraux et pélagiques observées en nature sont adaptatives chez l'omble de fontaine.

D'autre part, l'absence de distinction au niveau des phénotypes discriminants (longueur des nageoires pectorales et dorsale) entre les types de croisement suggère que la plasticité phénotypique doit jouer un rôle important dans ce type de polymorphisme trophique. Dans un article récent, Alexander & Adams (2004) ont démontré que les différences morphologiques héritées chez l'omble arctique au niveau de l'appareil trophique provenant de différentes populations devenaient moins importantes après une exposition de 5 mois à des conditions similaires. Leurs observations suggèrent qu'un environnement similaire d'élevage diminue les différences morphologiques et où la plasticité phénotypique serait le principal précurseur de l'atténuation de ces différences. De ce fait, l'habitat et la ressource que les individus exploitent en nature doivent jouer un rôle important au niveau des différences dans la longueur de la nageoire pectorale observée chez les formes littorale et pélagique d'omble de fontaine.

Références bibliographiques

- Adams, C. E., Fraser, D., Huntingford, F. A., Greer, R. B., Askew, C. M. & Walker, A. F. (1998). Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **52**, 1259-1271.
- Adams, C. E. & Huntingford, F. A. (2002). The functional significance of inherited differences in feeding morphology in sympatric polymorphic population of Arctic charr. *Evolutionary Ecology* **16**, 15-25.
- Adams, C. E., Woltering, C. & Alexander, G. (2003). Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **78**, 43-49.
- Alexander, G. D. & Adams, C. E. (2004). Exposure to a common environment erodes inherited between-population trophic morphology differences in Arctic charr. *Journal of Fish Biology* **64**, 253-257.
- Andersson, J. (2003). Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Evolutionary Ecology Research* **5**, 213-228.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1997). Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**, 783-794.
- Dill, L. M. (1983). Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **40**, 398-408.
- Drucker, E. G. & Lauder, G. V. (2003). Function of pectoral fins in rainbow trout: behavioral repertoire and hydrodynamic forces. *Journal of Experimental Biology* **206**, 813-826.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. & Rodriguez, M. A. (1999). Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**, 955-972.
- Ehlinger, T. J. (1989). Learning and individual variation in bluegill foraging: habitat-specific techniques. *Animal Behavior* **38**, 643-658.
- Ehlinger, T. J. (1990). Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**, 886-896.
- Gatz, A.J., Jr. (1979). Community organisation in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* **60**, 711-718.

- Gill, A. B. & Hart, P. J. B. (1994). Feeding behaviour and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effect of prey size, fish size and stomach fullness. *Animal Behaviour* **47**, 921-932.
- Hori, M. (1993). Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* **269**, 216-219.
- Hutchings, J. A. (1996). Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *Ecoscience* **3**, 25-32.
- Malmquist, H. J. (1992). Phenotype-specific feeding behaviour of two arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia* **92**, 354-362.
- Marchand, F., Magnan, P. & Boisclair, D. (2003). Differential time budgets of two forms of juvenile brook charr in the open-water zone. *Journal of Fish Biology* **63**, 687-698.
- McLaughlin, R. L. (2001). Behavioural diversification in brook charr: adaptive responses to local conditions. *Journal of Animal Ecology* **70**, 325-337.
- McLaughlin, R. L., Grant, J. W. A. & Kramer, D. L. (1994). Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **51**, 268-279.
- McLaughlin, R. L., Ferguson, M. M. & Noakes, D. L. G. (1999). Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 386-395.
- Noakes, D. L. (1989). Early life history and behaviour of charrs. *Physiology and Ecology Japan Spec.* **1**, 173-186.
- Piper, R. G., McElwain, I. B., Orme, L. E., McCraren, J. P., Fowler, L. G. & Leonard, J. R. (1982). Fish hatchery management. Washington: U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2002). Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environmental Biology of Fishes* **64**, 127-136.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2004). Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research* **6**, 503-522.

- Robinson, B. W. & Parsons, K. J. (2002). Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **59**, 1819-1833.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S. (1994). Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *The American Naturalist* **144**, 596-627.
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Reviews in Ecology and Systematic* **24**, 35-68.
- Schluter, D. & McPhail, J. D. (1992). Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* **140**, 85-108.
- Skúlason, S. & Smith, T. B. (1995). Resource polymorphism in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 366-370.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Noakes, D. L. G. & Ferguson, M. M. (1996). Genetic basis of life history variations among sympatric morphs of Arctic char, *Salvelinus alpinus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **53**, 1807-1813.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Ota, D. & Noakes, D. L. G. (1993). Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behaviour* **45**, 1179-1192.
- Smith, T. B. & Skúlason, S. (1996). Evolutionary significance of resource polymorphism in fishes, amphibians and birds. *Annual Review of Ecology and Systematic* **27**, 111-133.
- Snorrason S. S., Skúlason, S., Jonsson, B., Malmquist, H. J., Jónasson, P. M., Sandlund, O. T. & Lindem, T. (1994). Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenic niche shifts. *Biological Journal of the Linnean Society* **52**, 1-18.
- Stamps, J. (2003). Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Animal Behaviour* **66**, 1-13.
- Venne, H. & Magnan, P. (1995). The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* **46**, 669-686.
- Webb, P. W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**, 107-120.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 249-278.

DEUXIÈME CHAPITRE : RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

Rétrospective de la littérature

Principales divergences entre les formes sympatriques

Les variations comportementales

Les variations dans les comportements sont perçues comme l'étape initiale dans le développement du polymorphisme trophique (Smith & Skúlason, 1996). Dans des milieux peu productifs présentant des niches bien définies, l'apparition de divergences interindividuelles suivrait certaines étapes logiques (McLaughlin *et al.*, 1999). Tout d'abord, la présence de ressources alimentaires alternatives stables nécessiterait de nouvelles méthodes de captures afin de maximiser leur exploitation. Les individus flexibles dans leurs comportements seraient susceptibles de favoriser la spécialisation comportementale (McLaughlin *et al.*, 1999; McLaughlin, 2001). Cette spécialisation pourrait être stimulée par certaines interactions biotiques, comme la compétition, qui est d'ailleurs reconnue pour être très impliquée dans le processus de diversification (Robinson & Wilson, 1994; McLaughlin *et al.*, 1999). Par la suite, cette spécialisation comportementale faciliterait l'évolution de la spécialisation morphologique, qui en retour, renforcerait les comportements pré-établis (McLaughlin *et al.*, 1999; McLaughlin, 2001; Adams *et al.*, 2003).

Les contextes écologiques favorisant la diversification initiale des comportements restent toutefois obscurs puisque l'essentiel de la littérature traitant du polymorphisme trophique rapporte surtout des cas où les différences comportementales sont associées à des écotypes très bien définis (ex. : Skúlason *et al.*, 1993; Smith & Skúlason, 1996; Schluter, 1996). Si les divergences comportementales précèdent vraisemblablement les divergences morphologiques, peu d'études rapportent des cas concrets de diversification comportementale avant son renforcement au niveau morphologique. En ce sens, certains travaux portant sur l'omble de fontaine vivant dans des cours d'eau font état de différences aux niveaux des tactiques de capture, alors que les analyses morphologiques n'ont pas permis la détection de différences significatives (voir McLaughlin *et al.*, 1994; McLaughlin *et al.*, 1999; McLaughlin, 2001). L'étude de ce type de système pourrait permettre la compréhension des conditions et des mécanismes sous-jacents favorisant la spécialisation comportementale avant son renforcement par des divergences morphologiques. Les mécanismes héréditaires (Skúlason *et al.*, 1993; Adams *et al.*, 2002b;

Andersson, 2003), la flexibilité des comportements en raison de la variation spatio-temporelle de la ressource (Dill, 1983) ou certaines formes d'apprentissage (Ehlinger, 1989; 1990) sont proposés pour expliquer les divergences au niveau comportemental.

Les variations morphologiques

On distingue deux types de polymorphisme trophique. Tout d'abord, on retrouve un polymorphisme subtil où les variations morphologiques peuvent facilement passer inaperçue. Par exemple, chez le crapet-soleil, *Lepomis gibbosus*, les différences entre les formes littorales et limnétiques excèdent rarement 3% pour n'importe quels descripteurs morphologiques (Robinson *et al.*, 1996). Les différences entre les formes littorales et pélagiques chez l'omble de fontaine sont également de cet ordre (voir Bourke *et al.*, 1997; 1999; Dynes *et al.*, 1999). À l'opposé, certaines variations morphologiques sont si contrastantes que les formes impliquées peuvent, *a priori*, être faussement perçues comme étant des espèces distinctes. Parmi les cas les mieux documentés, on retrouve un exemple chez l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus*, où quatre formes (soit une forme benthique de grande taille, une forme benthique naine, une forme planctonophage et une forme piscivore) coexistent en sympatrie dans un lac de terre fermé d'Islande (Malmquist *et al.*, 1992; Snorrason *et al.*, 1994; Jonsson & Skúlason, 2000).

Les différences morphologiques entre les populations d'une même espèce sont souvent perçues comme étant des adaptations à des conditions environnementales locales (Svanbäck & Eklöv, 2002). L'écomorphologie est une science qui étudie la relation entre les caractéristiques morphologiques des individus et leur écologie (Norton *et al.*, 1995). Certaines redondances intra et interspécifiques entre la morphologie et l'écologie des individus seraient la résultante d'une pression de sélection exercée directement sur certaines caractéristiques phénotypiques en lien avec les caractéristiques de l'environnement. Par exemple, les poissons adaptés à la nage en eau libre convergent généralement vers un corps d'aspect fusiforme. D'un point de vue mécaniste, une telle conformation offre moins de résistance et minimise les pertes énergétiques attribuables aux déplacements dans l'eau (Webb, 1984). À l'opposé, les poissons davantage adaptés à chercher des proies dans des environnements irréguliers (ex. : la zone littorale) sont plus trapus et présentent des nageoires habituellement plus longues. Basé sur des comparaisons interspécifiques, de longues nageoires paires (ex. : nageoires pectorales) sont associées à des

manœuvres lentes et précises facilitant la capture d'organismes sur le fond (Webb, 1984), alors que des nageoires plus courtes sont davantage associées à une nage soutenue, ce qui favorise la recherche de proies dispersées dans la colonne d'eau (Ehlinger, 1990; Bourke *et al.*, 1997).

Les caractères trophiques (les structures associées à la capture et à la préhension des proies) sont également de bons indicateurs quant à la discrimination de formes divergentes (voir : Wainwright *et al.*, 1991; Day *et al.*, 1992; Snorasson *et al.*, 1994; Mittlebach *et al.*, 1999; Adams *et al.*, 2002a,b). Par exemple, l'espace entre les branchicténies détermine la taille minimale des proies pouvant être retenue par l'appareil branchial du poisson (Wainwright, 1988). Dans plusieurs systèmes polymorphes, l'espace entre ces structures est généralement étroit chez les individus pélagiques. Ces mêmes structures s'avèrent également plus longues et plus nombreuses que celles des formes benthiques afin de permettre la rétention d'un maximum de proies zooplanctoniques (Day *et al.*, 1992; Robinson *et al.*, 2000). Par contraste, les individus benthiques ont généralement des branchicténies plus grosses, moins longues et moins nombreuses afin de retenir des particules plus grosses (ex. : des larves d'insectes) et de favoriser le passage des sédiments au travers de la cavité buccale (Trudel *et al.*, 2000). Comme les formes benthiques s'alimentent de proies plus volumineuses et généralement plus dures que celles des formes pélagiques, des caractères plus développés, comme des muscles puissants au niveau de la bouche, sont nécessaires pour un broyage optimal des proies (voir Wainwright *et al.*, 1991; Mittlebach *et al.*, 1999).

Les variations dans le cycle vital

Les variations dans le cycle vital peuvent se manifester à différent niveau, notamment dans le patron de croissance, l'âge à la maturité sexuelle, l'investissement reproducteur, la fécondité et dans la taille des œufs. Dans bien des cas, les variations s'observent dans le patron de croissance des formes divergentes, qui elles, sont reliées à des différences dans l'âge à la maturité sexuelle, à des déplacements de niche alimentaire ou à des comportements migratoires (Skúlason & Smith, 1995). L'hétérochronie est souvent évoquée pour expliquer la nature de ces variations. Des différences dans les vitesses de développement de certaines lignées cellulaires par rapport à d'autres (i.e. lignées somatiques vs. germinales) pourraient engendrer des variations au niveau de la maturité sexuelle et du développement somatique (Ridley, 1997). Par exemple, dans un

système polymorphe d'Islande impliquant l'omble chevalier, les différences entre deux formes sympatriques surviennent tôt dans le développement des individus. Eiríksson *et al.*, (1999) ont démontré que la forme benthivore avait un taux de croissance moins élevé que la forme planctonophage. Cette dernière allouerait davantage d'énergie dans la croissance du corps, alors que les individus benthiques dirigeraient plutôt cette énergie vers le développement squelettique. Ces observations suggèrent que ces deux formes suivent des trajectoires de développement différentes et où l'hétérochronie serait principalement mise en cause.

Les variations spatio-temporelles de la fraie

Les différences sur le plan reproducteur sont généralement reliées à la variabilité de l'habitat et à la saisonnalité (Skúlason *et al.*, 1989). À titre d'exemple, des données compilées pour trois années consécutives sur la principale frayère du lac Ledoux, Réserve Mastigouche (Québec, Canada) ont permis de découvrir que, même s'il existe un certain recouvrement entre les formes, les individus littoraux arriveraient surtout durant les deux premières semaines de la période de fraie, alors que les individus pélagiques arriveraient dans les deux dernières semaines de la saison de reproduction (Magnan, *en prép.*). Des données de filmage d'ombles de fontaine en enclos de six mètres de profondeur ont permis de démontrer que les individus littoraux avaient des préférences thermiques supérieures à celles des pélagiques en été ($\sim 2^{\circ}\text{C}$). Ces préférences thermiques pourraient être le résultat d'une acclimatation des deux formes à leur habitat respectif; la zone pélagique offrant des températures plus froides que la zone littorale (Marchand, 2000). La température est connue pour avoir des effets directs sur le métabolisme et la digestion. La plupart des poissons « sélectionnent » habituellement une température très précise afin de conserver leur énergie et pour optimiser leurs activités enzymatiques. De plus, le cycle reproducteur des poissons (système hormonal et maturation des gonades) est particulièrement sensible aux changements environnementaux (photopériode et température) (Moyle & Cech, 1996). Dans un contexte de sélection divergente, la température, via ces effets sur la physiologie des individus, pourrait figurer parmi les principaux facteurs responsables de l'isolement reproducteur (Magnan, *en prép.*).

Les circonstances favorables

La ressource et l'habitat

Des individus peuvent diverger en sympatrie suite à l'utilisation progressive de niches trophiques différentes (Malmquist *et al.*, 1992; Schluter & McPhail, 1992). Ce concept sous-entend qu'un environnement présentant une distribution hétérogène de la ressource, peut conduire, par pression de sélection, à certaines combinaisons spécifiques de traits adaptées à l'exploitation optimale de la ressource (Ruzzante *et al.*, 1998). Chez les espèces flexibles dans leur comportement et leur morphologie, l'environnement peut induire des variations phénotypiques permettant aux individus d'exploiter plus efficacement certains types de proies (Adams *et al.*, 2003). La stabilité spatio-temporelle de l'environnement demeure toutefois une prérogative souvent évoquée pour l'établissement du polymorphisme trophique (Robinson & Wilson, 1994).

Dans les lacs post-glaciaires de l'hémisphère Nord, l'apparition de formes divergentes tend à s'opérer de façon prédictible. Suite à une rétrospective de la littérature, Robinson & Wilson (1994) rapportent que pour 37 espèces de poissons lacustres sur 48, la diversification trophique et morphologique comprend la coexistence de formes benthiques et pélagiques. Ces diverses études suggèrent que la majorité des lacs offre des ensembles similaires d'habitats et de ressources, qui peuvent être perçus comme des niches existant indépendamment des espèces qui les occupent. Par exemple, lorsque le crapet arlequin, *Lepomis macrochirus*, et le crapet-soleil vivent en sympatrie, chaque espèce occupe une niche écologique distincte. Le crapet arlequin s'alimente principalement de zooplancton dans la colonne d'eau et le crapet-soleil s'alimente surtout de mollusques en eau peu profonde. Lorsque ce dernier est retrouvé en allopatrie, il peut se différencier en deux écotypes, soit en la forme typique qui s'alimente de mollusques et en une autre forme dont les arcs branchiaux sont modifiés et dont l'alimentation est principalement composée de zooplancton (Robinson *et al.*, 2000). Robinson *et al.* (1993) ont avancé l'hypothèse que la forme pélagique du crapet-soleil utiliserait la niche non occupée par le crapet arlequin.

La compétition

La compétition au niveau intraspécifique est reconnue pour avoir un effet important sur les communautés lacustres de poissons (Robinson & Wilson, 1994). Ruzzante *et al.*, (1998)

suggèrent que suite à l'utilisation d'un nouveau type de ressource, les individus d'une même espèce devraient être moins affectés par la compétition entre congénères. Ce phénomène pourrait d'ailleurs augmenter davantage leur fitness que s'ils avaient continué à s'alimenter de la ressource première. À la base, ce type de compétition pourrait être initiée par l'abondance des individus. À des abondances élevées, on peut s'attendre à ce que la compétition devienne plus intense entre des individus phénotypiquement similaires au niveau de certains traits écologiques (Schluter, 1996; Ruzzante *et al.*, 1998). Basé sur le nombre total de captures d'omble de fontaine (0+), Venne & Magnan (1995) ont émis l'hypothèse que la ségrégation spatiale en deux groupes d'individus (en lien avec la profondeur), serait attribuable à la compétition intraspécifique en raison de leur grande abondance dans un lac du Bouclier Canadien. Finalement, la compétition est une force évolutive considérable dans l'apparition du polymorphisme trophique, cela ne veut toutefois pas dire qu'elle est la seule impliquée dans ce processus de diversification. L'importance de la compétition a été démontrée dans plusieurs systèmes, mais son interaction avec d'autres facteurs a toutefois été négligée (Robinson *et al.*, 2000). D'autres interactions biotiques sont également reconnues pour avoir des effets sur le processus de diversification. La prédation et le parasitisme sont souvent évoqués, mais ces facteurs demeurent toutefois beaucoup moins compris que la compétition (Schluter, 1996; Robinson *et al.*, 2000).

Les mécanismes sous-jacents

La sélection

La sélection disruptive et la sélection dépendante de la fréquence joueraient des rôles importants dans le maintien du polymorphisme trophique (Smith & Skúlason, 1996). La sélection disruptive survient lorsque des individus présentant des valeurs extrêmes pour certains traits, affichent une plus grande valeur sélective (fitness) par rapport au type moyen. La résultante se traduit alors par une augmentation de la variabilité phénotypique au sein de la population (Freeman & Herron, 2001). Si la sélection est suffisamment forte, une population pourrait se scinder et former éventuellement deux espèces distinctes (Ridley, 1997).

Les études portant sur l'épinoche à trois épines de la Colombie-Britannique sont le reflet d'un mode de sélection divergente (Schluter, 1996). Chaque espèce possède un plus grand succès de capture et un taux de croissance plus élevé lorsque confinée dans son habitat préférentiel. Par

contre, la performance des hybrides est nettement inférieure à celle des spécialistes lorsque placés dans l'un ou l'autre des principaux habitats lacustres (i.e. littoral et pélagique) (Schluter, 1993; 1995). Ces observations suggèrent que le compromis au niveau comportemental et morphologique entre les deux espèces est adaptatif et que la sélection disruptive continue d'opérer en agissant contre le phénotype intermédiaire (i.e. les hybrides). À la base, la sélection disruptive dans l'évolution des formes sympatriques est probablement le fruit de la compétition entre des individus phénotypiquement similaires. Par conséquent, l'augmentation de la variabilité phénotypique a probablement contribué à alléger le fardeau de la compétition interindividuelle (Skúlason & Smith, 1995).

Un exemple saisissant de sélection dépendante de la fréquence s'observe chez les cichlides mangeurs d'écailles au lac Tanganyika en Afrique. Les formes sympatriques présentent des différences dans l'orientation de l'appareil buccal en raison d'une asymétrie prononcée (gauche/droite) en lien avec la jonction des mâchoires et la musculature adjacente. Les individus droitiers attaquent ses proies par le flanc gauche, alors que les gauchers ciblent plutôt le côté droit. Des observations compilées sur une période de dix ans ont démontré que la fréquence des individus gauchers et celle des droitiers s'est maintenue autour du rapport de 1:1. La constance de ce rapport s'expliquerait par le fait que les individus de la forme la plus rare possèderaient un avantage sélectif par rapport à l'autre forme, puisqu'ils auraient davantage de succès pour saisir les écailles d'un poisson (i.e. ces derniers se montreraient moins méfiants quant à une éventuelle attaque du côté correspondant à la forme la moins fréquente) (Hori, 1993).

La plasticité phénotypique et la génétique

Les fluctuations environnementales peuvent provoquer diverses réponses chez les organismes (Stearns, 1989; Gotthard & Nylin, 1995). En ce sens, la plasticité phénotypique est un terme général pour désigner l'habileté d'un génotype à produire plus d'un phénotypes au niveau comportemental, morphologique ou physiologique en réponse à un signal environnemental spécifique (West-Eberhard, 1989). La nature de ces variations est fonction des conditions qui sont dites « prévisibles » (ex. : les variations saisonnières) ou de fluctuations stochastiques pouvant survenir à tout moment. Quand les conditions environnementales changent brusquement sur une période plus courte que l'existence d'un organisme, les individus pouvant faire état de

transformations continues, mais réversibles, dans leur comportement, leur physiologie ou leur morphologie ont un avantage sélectif par rapport aux individus moins flexibles (Piersma & Drent, 2003). Ainsi, les changements dans l'expression phénotypique d'un trait en lien avec l'environnement peuvent contribuer à augmenter la tolérance environnementale d'un individu (Via *et al.*, 1995). Pour conclure du caractère adaptatif de la plasticité phénotypique, il importe toutefois de mesurer la corrélation entre la plasticité d'un trait et sa valeur sélective moyenne d'un environnement à l'autre (Scheiner, 1993). Le changement phénotypique doit donc afficher une relation fonctionnelle distincte avec un signal environnemental, qui se traduit par une amélioration de la croissance, de la survie ou du succès reproducteur de l'individu (Stearns, 1989). La direction et le degré de la réponse phénotypique vis-à-vis certains facteurs environnementaux (i.e. la norme de réaction) sont génétiquement variables et sont reconnus pour répondre à la sélection. Conséquemment, la norme de réaction est une propriété du génotype qui impose la direction et « la quantité » de plasticité que ce génotype peut exprimer. Finalement, Scheiner (1993) stipule que les variations morphologiques peuvent ne pas être héritées, mais que la capacité d'un individu pour la plasticité phénotypique peut être sous contrôle génétique.

Les bases génétiques derrière le polymorphisme trophique restent encore peu comprises (Smith & Skúlason, 1996). Chez les cichlides mangeurs d'écailles, l'orientation de l'appareil buccal (gauche/droite) semble être déterminée par un locus à deux allèles (Hori, 1993). Dans d'autres cas, le contrôle génétique du polymorphisme suggère que l'atteinte de nouveaux pics adaptatifs surviendrait par mutation (Orr & Coyne, 1992). La sélection naturelle, la dérive génique, la pléiotropie, les mutations ou l'intensité du flux génique sont diverses avenues pour expliquer les différences génétiques entre formes sympatriques (Rice & Hostert, 1993; Hatfield, 1997). Les différences phénotypiques entre formes sympatriques sont susceptibles d'être sous contrôle génétique et d'être relativement inflexibles lorsque l'environnement demeure inchangé durant plusieurs générations. Le coût énergétique pour le maintien de la plasticité phénotypique (ce qui inclus des réponses phénotypiques non adaptatives et le coût associé au maintien de phénotypes plastiques non utilisés) est probablement responsable des divergences génétiques adaptatives (Robinson & Wilson, 1994).

Finalement, les poissons de l'hémisphère Nord qui habitent les environnements post glaciaires affichent une capacité remarquable pour la plasticité phénotypique, mais font toutefois état d'une très faible variabilité génétique (Bernatchez & Wilson, 1998). Robinson & Parsons (2002) proposent deux explications alternatives en ce qui a trait à ces observations. D'une part, les différences phénotypiques pourraient tout d'abord être induites par l'environnement ou encore, que les analyses génétiques moléculaires neutres pourraient être des indicateurs peu fiables lorsque les divergences génétiques adaptatives en sont encore à un stade précoce. Toutefois, plusieurs modèles ont démontré que les forces évolutives opérant à des stades précoces du processus de spéciation peuvent agir au niveau des variations phénotypiques induites par l'environnement et ce, à l'intérieur d'un même pool génique (i.e. variations épigénétiques) (West-Eberhard, 1989; Adams *et al.*, 2003). Ce phénomène surviendrait lorsqu'un simple pool génique a la capacité de produire plus d'un phénotypes pour une caractéristique donnée (Adams *et al.*, 2003). En ce sens, les poissons appartenant au genre *Salvelinus* sont reconnus pour détenir un fort potentiel de plasticité en réponse à des changements environnementaux (Hutchings, 1996; Proulx & Magnan, 2004). De ce fait, ces observations suggèrent que les différences phénotypiques surviendraient beaucoup plus rapidement que la différenciation génétique.

La spéciation sympatrique

L'isolement reproducteur

Avec le temps, la spéciation est une conséquence inévitable pour des populations qui évoluent en allopatrie (i.e. lorsque deux populations occupent des aires de répartitions distinctes et non contiguës) (Turelli *et al.*, 2001). À l'opposé, deux populations sont dites en sympatrie si les individus sont physiquement capables de se rencontrer à une fréquence relativement élevée. Plusieurs études mentionnent que la spéciation sympatrique est réalisable lorsque l'isolement reproducteur évolue comme un trait distinctif. Cet énoncé implique que l'évolution de l'isolement reproducteur élimine la relation antagoniste entre la sélection naturelle et la recombinaison génétique (due à la reproduction sexuée), qui semble s'avérer le principal obstacle à la spéciation sympatrique (Rice & Salt, 1990).

Toutefois, la spéciation ne peut survenir que grâce à certains mécanismes qui préviennent les croisements entre formes divergentes (les mécanismes prézygotiques) ou qui altèrent la valeur sélective de la progéniture découlant de ces croisements (les mécanismes postzygotiques) (Rice & Hostert, 1993; Ridley, 1997). Les mécanismes d'isolement prézygotique prévenant la formation de zygotes hybrides peuvent revêtir de nombreuses formes. On distingue des mécanismes d'isolement basés sur la sélection de l'habitat, sur la période de reproduction, sur la sélection d'un partenaire sexuelle, sur l'incompatibilité anatomique des organes génitaux et sur l'attractivité ou la viabilité des gamètes lors de la fécondation (Ridley, 1997). Sous pression de sélection, l'isolement prézygotique peut évoluer directement via certaines forces écologiques qui agissent différemment dans différents endroits (ex. : l'isolement via l'habitat : différents habitats soumettent leurs utilisateurs à différentes conditions et minimisent les rencontres entre les congénères). Bien que minimisant les croisements, les mécanismes prézygotiques ne peuvent s'avérer totalement efficaces dans la prévention de l'hybridation en nature (Wood & Foote, 1990). Quant à l'isolement postzygotique, il peut être qualifié d'extrinsèque ou d'intrinsèque. Il est extrinsèque lorsque la valeur sélective des hybrides varie avec l'environnement dans lequel l'organisme se trouve et intrinsèque lorsque des problèmes surviennent dans le développement des individus sans qu'il y ait de lien avec l'environnement (Turelli *et al.*, 2001).

Dans une population où les échanges génétiques sont élevés, l'isolement reproducteur pourrait se développer si la sélection est suffisamment forte pour contrebalancer l'effet du flux génique. À la base, la pression exercée par la sélection peut être trop faible pour permettre à la majorité des caractères de répondre à cette sélection. Si parmi ces traits, certains conduisent à un isolement reproducteur partiel, le niveau initial de flux génique devrait dès lors diminuer. Les échanges génétiques étant ainsi réduits, la variabilité qui ne pouvait initialement s'accroître due au fait que la sélection était surpassée par le flux génique, peut dès lors s'accroître davantage (Rice & Hostert, 1993). Des analyses récentes suggèrent que la compétition pour la ressource et la sélection sexuelle seraient les principaux précurseurs de la spéciation sympatrique. La principale force directrice de ces nouveaux modèles est la sélection contre les phénotypes intermédiaires. Ici, les formes intermédiaires sont désavantagées parce qu'elles sont moins efficaces pour exploiter la ressource (dues à une sélection dépendante de la fréquence en faveur des spécialistes) ou encore, elles ont un succès reproducteur moins élevé en raison de la

préférence pour les phénotypes extrêmes (Turelli *et al.*, 2001). L'absence d'environnement intermédiaire (discontinuité écologique) limite le flux génique entre taxon divergent en provoquant une sélection contre les hybrides.

Finalement, les espèces ayant divergé par sympatrie sont enclines à démontrer une profonde similarité génétique, différant seulement au niveau de quelques *loci* sous pression de sélection ou associés à un assortiment reproducteur. Il s'agit ici de la signature génétique de la spéciation sympatrique, qui se distingue de la spéciation allopatrique où les divergences génétiques sont sujettes à s'étendre à l'ensemble du génome (Via, 2001).

La sélection contre les hybrides

Une des conséquences de la sélection divergente est la production d'hybrides phénotypiquement intermédiaires s'avérant moins efficaces dans l'exploitation des ressources par rapport aux espèces parentales. Si l'isolement prézygotique est imparfait, la progéniture entre formes spécialisées devrait présenter une valeur sélective moindre (i.e. via des mécanismes d'isolement postzygotiques) afin de réduire l'impact de croisements hybrides (Vamosi *et al.*, 2000). Il existe deux conséquences majeures de l'isolement postzygotique. Premièrement, les hybrides provenant de deux lignées divergentes peuvent présenter une faible viabilité ou fertilité. Les mécanismes génétiques réduisant la valeur sélective des hybrides sont des conséquences intrinsèques de l'incompatibilité entre gènes provenant des lignées parentales (Schluter, 2000). À titre d'exemple, chez le grand corégone, *Coregonus clupeaformis*, Lu & Bernatchez (1998) ont démontré que le taux de mortalité embryonnaire quotidien des lignées hybrides issues de croisements réciproques entre la forme normale et la forme naine était de 2,4 à 4,7 fois plus élevé que celui des lignées pures. La deuxième conséquence de l'isolement postzygotique est dépendante de l'environnement et survient lorsque les hybrides sont phénotypiquement intermédiaires aux parents. Les hybrides peuvent donc s'avérer sélectivement inférieurs à l'intérieur d'un contexte environnemental spécifique (isolement postzygotique extrinsèque) (Rice & Hostert, 1993). La manifestation d'un phénotype intermédiaire peut s'observer au niveau morphologique, comportemental ou au niveau de l'attractivité sexuelle qu'un hybride peut susciter vis à vis les espèces parentales. Un mécanisme d'isolement postzygotique peut donc être identifié comme tel, lorsqu'un phénotype moyen s'avère moins efficace pour la capture des

proies en nature ou parce que son système de défense intermédiaire rend l'individu plus vulnérable à la prédation. Par exemple, les hybrides issus des espèces limnétiques et benthiques d'épinoches à trois épines sont phénotypiquement intermédiaires aux parents, ce qui compromet leur habileté à acquérir des proies provenant des deux principaux habitats de leur lac d'origine (Schluter, 1995; 1996). Ces résultats suggèrent que les individus qui possèdent des phénotypes extrêmes ont une plus grande valeur sélective. De ce fait, la sélection disruptive continue d'opérer en agissant contre le phénotype intermédiaire.

Les analyses génétiques (ADN microsatellite) réalisées dans le système polymorphe de l'omble de fontaine révèlent que le degré de divergence entre les formes littorale et pélagique est plus subtil que celui observé chez beaucoup d'autres paires sympatriques de l'hémisphère Nord. Cette faible variabilité génétique entre les formes divergentes suggère que l'isolement reproducteur est incomplet et que le flux génique s'effectue toujours (Dynes *et al.*, 1999). Comme ce système semble se situer à un stade précoce de diversification, il est peu probable d'y retrouver des mécanismes d'isolement intrinsèque affectant directement la survie ou la fertilité des hybrides. Cependant, le processus de diversification semble désormais amorcé, puisque divers mécanismes d'isolement prézygotique visant à minimiser les croisements entre les écotypes ont été observés. Premièrement, il existe un isolement d'habitat, où certains individus sont mieux adaptés à s'alimenter dans la zone littorale, alors que d'autres sont mieux adaptés à s'alimenter dans la zone pélagique (Bourke *et al.*, 1997). Deuxièmement, il existerait un mécanisme d'isolement reproducteur temporel, où malgré un recoupement, les individus littoraux arriveraient avant les individus pélagiques sur les sites de fraie (Magnan, *en prép.*). Si certains mécanismes agissent présentement contre les hybrides, il est plus probable que se soit la sélection qui soit impliquée plutôt qu'une incompatibilité génétique entre formes divergentes.

Rôle potentiel de l'effet parental sur le processus de diversification

L'effet parental peut se définir comme un phénomène par lequel les parents affectent le phénotype de la progéniture par des moyens qui peuvent s'avérer différents des facteurs héréditaires (Qvarnström & Price, 2001). Chez beaucoup d'organismes, l'expression phénotypique de la progéniture tend à être influencée davantage par le génotype de la mère plutôt que par celui du père. Cette influence du génotype de la mère est généralement désignée sous le

nom d'effet maternel (Heat *et al.*, 1999). L'influence maternelle serait la résultante d'un investissement reproducteur différentiel (Heyer *et al.*, 2001) et affecterait surtout la progéniture à des stades précoces de développement, en raison de l'empaquetage de certains facteurs cytoplasmiques et d'ARN messenger dans les œufs durant l'oogenèse (Kirkpatrick & Lande, 1989). L'effet maternel est considéré comme un type d'interaction (génotype \times environnement) qui confère aux corrélations femelle/progéniture une variabilité reliée à des éléments indépendant de la génétique (Falconer, 1981). Ainsi, cette classe d'effets contribue généralement à gonfler les estimés de variance génétique. L'influence maternelle s'estompe habituellement en vieillissant pour devenir pratiquement indétectable à la maturité. Ce phénomène implique donc une atténuation de l'effet maternel qui est compensé par l'expression du génome de l'individu à mesure que ce dernier se développe (Heat *et al.*, 1999). Chez les salmonidés, le stade de pré-émergence fait référence à l'alimentation endogène (i.e. lorsque les ressources de l'individu proviennent des réserves maternelles contenues dans l'œuf), où l'influence maternelle est prépondérante. À l'opposée, le stade de post-émergence correspond à la période où l'individu effectue sa propre quête de nourriture et où l'effet maternel est moindre, voire absent (Heat *et al.*, 1999). Il est donc difficile de comprendre pourquoi certains caractères présents chez la femelle sont présents au niveau de la progéniture, puisqu'il est généralement admis que les traits hérités proviennent des deux parents et sont une conséquence directe de la génétique mendélienne (Kirkpatrick & Lande, 1989). Compte tenu des croisements survenant encore entre les deux formes en nature, un aspect de cette étude est de déterminer expérimentalement si l'hybridation entre groupes spécialisés confère à la progéniture un phénotype intermédiaire au niveau morphologique, ou si ces derniers sont plutôt influencés par l'un des deux parents, qui lui est spécialiste. Dans un cas comme dans l'autre, il serait possible par la suite de formuler des prédictions sur la valeur sélective des hybrides en nature et sur l'implication de la sélection dans le maintien de l'intégrité des écotypes littoraux et pélagiques.

Références bibliographiques

- Adams, C. E., Fraser, D., Huntingford, F. A., Greer, R. B., Askew, C. M. & Walker, A.F. (1998). Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **52**, 1259-1271.
- Adams, C. E. & Huntingford, F. A. (2002a). Inherited differences in head allometry in polymorphic arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **60**, 515-520.
- Adams, C. E. & Huntingford, F. A. (2002b). The functional significance of inherited differences in feeding morphology in sympatric polymorphic population of Arctic charr. *Evolutionary Ecology* **16**, 15-25.
- Adams, C. E., Woltering, C. & Alexander, G. (2003). Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **78**, 43-49.
- Andersson, J. (2003). Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Evolutionary Ecology Research* **5**, 213-228.
- Behera, N. & Nanjundiah, V. (1995). An investigation into the role of phenotypic plasticity in evolution. *Journal of Theoretical Biology* **172**, 225-234.
- Bernatchez, L. & Wilson, C. C. (1998). Comparative phylogeography of Nearctic and Palaearctic fishes. *Molecular ecology* **7**, 431-452.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1997). Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**, 783-794.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1999). Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* **13**, 19-31.
- Day, T., Pritchard, J. & Schluter, D. (1992). A comparison of two sticklebacks. *Evolution* **48**, 1723-1734.
- Dill, L. M. (1983). Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **40**, 398-408.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. & Rodriguez, M. A. (1999). Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**, 955-972.

- Ehlinger, T. J. (1989). Learning and individual variation in bluegill foraging: habitat-specific techniques. *Animal behavior* **38**, 643-658.
- Ehlinger, T. J. (1990). Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**, 886-896.
- Eiríksson, G. M., Skúlason, S. & Snorrason, S. S. (1999). Heterochrony in skeletal development and body size in progeny of two morphs of Arctic charr from Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology* **55**, 175-185.
- Falconer, D. S. (1981). Introduction to quantitative genetics, 2nd ed. Longmann, London.
- Freeman, S. & Herron, J. C. (2001). Evolutionary analysis, Second edition. Prentice-Hall. Upper Saddle River. P 197-248.
- Gotthard, K. & Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* **74**, 3-17.
- Hatfield, T. (1997). Genetic divergence in adaptive characters between sympatric species of stickleback. *The American Naturalist* **149**, 1009-1029.
- Hatfield, T. & Schluter, D. (1999). Ecological speciation in sticklebacks: environment-dependent hybrid fitness. *Evolution* **53**, 866-873.
- Heat, D. D., Fox, C. W. & Heat, J. W. (1999). Maternal effect on offspring size: variation through early development of chinook salmon. *Evolution* **55**, 1605-1611.
- Heyer, C. J., Miller, T. J., Binkowski, F. P., Caldarone, E. M. & Rice, J. A. (2001). Maternal effects as a recruitment mechanism in lake Michigan yellow perch (*Perca flavescens*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 1477-1487.
- Hori, M. (1993). Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* **269**, 216-219.
- Hutchings, J. A. (1996). Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *Ecoscience* **3**, 25-32.
- Jonsson, B. & Skúlason, S. (2000). Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlíðarvatn, a shallow Icelandic lake. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**, 55-74.
- Kirkpatrick, M. & Lande, R. (1989). The evolution of maternal character. *Evolution* **43**, 485-503.

- Lu, G. & Bernatchez, L. (1998). Experimental evidence for reduced hybrid viability between dwarf and normal ecotypes of lake white fish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill). *Proceeding of the Royal Society of London* **265**, 1025-1030.
- Malmquist, H. J., Snorrason, S. S., Skúlason, S., Jonsson, B., Sandlund, O. T. & Jónasson, P. M. (1992). Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology* **61**, 21-34.
- Marchand, F. (2000). Facteurs biotiques et abiotiques influençant l'activité et les coûts énergétiques associés à l'alimentation chez les juvéniles (1+) de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*). Thèse doctorale, Université du Québec à Trois-Rivières. Trois-Rivières, Québec, Canada.
- McLaughlin, R. L. (2001). Behavioral diversification in brook charr: adaptive responses to local conditions. *Journal of Animal Ecology* **70**, 325-337.
- McLaughlin, R. L., Ferguson, M. M. & Noakes, D. L. G. (1999). Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 386-395.
- McLaughlin, R. L., Grant, J. W. A. & Kramer, D. L. (1994). Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 268-279.
- Mittlebach, G. G., Osenberg, C. W., & Wainwright, P. C. (1999). Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: Phenotypic plasticity or evolution. *Evolutionary Ecology Research* **1**, 111-128.
- Moyle, P. B. & Cech, J. J. Jr. 1996. Fishes: an introduction to ichthyology. 4th edn. Prentice-Hall. Upper Saddle River.
- Norton, S. F., Luczkovich, J. J. & Motta, P. J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental biology of Fishes* **44**, 287-304.
- Orr, H. A. & Coyne, J. A. (1992). The genetics of adaptation: a reassessment. *The American Naturalist* **140**, 725-742.
- Piersma, T. & Drent, J. (2003). Phenotypic plasticity flexibility and the evolution of organism design. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 228-233.

- Proulx, R. & Magnan, P. (2002). Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environnemental Biology of Fishes* **64**, 127-136.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2004). Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research* **6**, 503-522.
- Qvarnström, A. & Price, T. D. (2001). Maternal effects, paternal effects and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 95-100.
- Rice, W. R. & Hostert, E. E. (1993). Laboratory experiment on speciation: what have we learned in 40 years? *Evolution* **47**, 1637-1653.
- Rice, W.R. & Salt, G. W. (1990). The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: experimental evidence. *Evolution* **44**, 1140-1152.
- Ridley, M. (1997). Évolution biologique, 2^{ième} éd. De Boeck Université. Paris, p. 398-424.
- Robinson, B. W. & Parsons, K. J. (2002). Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **59**, 1819-1833.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S. (1994). Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *The American Naturalist* **144**, 596-627.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S. & Margosian, A. S. (2000). A pluristic analysis of character release in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Ecology* **81**, 2799-2912.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S., Margosian, A. S. & Lotito, P. T. (1993). Ecological and morphological differentiation by pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfishes. *Evolutionary ecology* **7**, 451-464.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S. & Shea, G. O. (1996). Trade-offs of ecological specialization: an intraspecific comparison of pumpkinseed sunfish phenotypes. *Ecology* **77**, 170-178.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Macchi, P. J. & Alonso, M. F. (1998). Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* **65**, 191-214.
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **24**, 35-68.

- Schluter, D. (1993). Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape, and habitat use efficiency. *Ecology* **74**, 699-709.
- Schluter, D. (1995). Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology* **76**, 82-90.
- Schluter, D. (1996). Ecological causes of adaptive variation. *The American Naturalist* **148**, S40-S64.
- Schluter, D. (2000). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 372-380.
- Schluter, D. & McPhail, J. D. (1992). Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* **140**, 85-108.
- Skúlason, S. & Smith, T. B. (1995). Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 366-370.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Noakes, D. L. G. & Ferguson, M. M. (1996). Genetic basis of life history variations among sympatric morphs of Arctic char, *Salvelinus alpinus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **53**, 1807-1813.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Noakes, D. L. G., Ferguson, M. M. & Malmquist, H. J. (1989). Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of fish Biology* **60**, 933-950.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Otas, D. & Noakes, D. L. G. (1993). Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behavior* **45**, 1179-1192.
- Smith, T. B. & Skúlason, S. (1996). Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians and birds. *Annual Review of Ecology and Systematic*. **27**, 111-133.
- Snorrason S. S., Skúlason, S., Jonsson, B., Malmquist, H. J., Jónasson, P. M., Sandlund, O. T. & Lindem, T. (1994). Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenic niche shifts. *Biological Journal of the Linnean Society* **52**, 1-18.
- Stearns, S. C. (1989). The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* **39**, 436-435.
- Svanbäck, R. & Eklöv, P. (2002). Effects of habitats and food resources on morphology and ontogenic growth trajectories in perch. *Oecologia* **131**, 61-70.

- Trudel, M., Tremblay, A., Schetagne, R. & Rasmussen, J. B. (2000). Why are dwarf fish so small? Energetic analyses of polymorphism in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **58**, 394-405.
- Turelli, M., Barton, N. H. & Coyne, J. A. (2001). Theory and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 330-343.
- Vamosi, S. M., Hatfield, T. & Schluter, D. (2000). A test of ecological selection against young-of-the-year hybrids of sympatric sticklebacks. *Journal of fish biology* **57**, 109-121.
- Venne, H. & Magnan, P. (1995). The impact of intra and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of fish Biology* **46**, 669-686.
- Via, S. (2001). Sympatric speciation: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 381-390.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S., Schlichting, C. D. & Van Tienderen, P. H. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 212-217.
- Wainwright, P. C. (1988). Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in caribbean labrid fishes. *Ecology* **69**, 635-645.
- Wainwright, P. C., Osenberg, C. W. & Mittelbach, G. G. (1991). Trophic polymorphism in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus* Linnaeus): effects of environment on ontogeny. *Functional Ecology* **5**, 40-55.
- Webb, P. W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**, 107-120.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 249-278.
- Wood, C. C. & Foote, C. J. (1990). Evidence for sympatric genetic divergence of anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Evolution* **50**, 1265-1279.

TROISIÈME CHAPITRE

INHERITED DIFFERENCES IN MORPHOLOGY AND FORAGING BEHAVIOUR IN OFFSPRING OF TWO FORMS OF LACUSTRINE BROOK CHARR

DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES ET COMPORTEMENTALES HÉRITÉES CHEZ LA PROGENITURE DE DEUX FORMES LACUSTRES D'OMBLE DE FONTAINE

**INHERITED DIFFERENCES IN MORPHOLOGY AND FORAGING BEHAVIOUR IN
OFFSPRING OF TWO FORMS OF LACUSTRINE BROOK CHARR**

Stéphane Sacotte¹ & Pierre Magnan^{1*}

¹Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7

* Author to whom all correspondence should be addressed.

Tel.: 1-819-376-5053 #3375; fax: 1-819-376-5084

E-mail: pierre_magnan@uqtr.ca

Résumé

Questions : Est-ce que les différences morphologiques et comportementales observées en nature entre les formes littorale et pélagique d’omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), persistent au niveau de la progéniture élevée sous des conditions similaires de laboratoire?

Méthodes : Des jeunes de l’année de forme littorale et pélagique ont été élevés en laboratoire. Les expériences ont commencé après leur première alimentation lorsque les larves étaient âgées de quatre mois approximativement. Les comportements de nage et d’alimentation, de même que certains caractères morphologiques ont été mesurés sur les individus.

Conclusions : Les caractères morphologiques utilisés pour identifier les écotypes en nature (longueur des nageoires pectorales et dorsale) sont hérités par la progéniture. Les individus littoraux sont plus trapus et présentent des nageoires pectorales et dorsale plus longues que la progéniture pélagique. De plus, les expériences sur les comportements d’alimentation ont indiqué que la progéniture littorale était significativement plus efficace que les pélagiques à s’alimenter de proies benthiques (taux de captures plus élevé et taux de rejets moins élevé), alors que les individus pélagiques tendaient à avoir un plus haut taux de captures que les littoraux lorsque s’alimentant de *Daphnia* sp. Ces résultats suggèrent qu’il y a une composante génétique derrière le polymorphisme trophique chez l’omble de fontaine et que la diversification comportementale n’est pas contrainte par la morphologie, parce que nous n’avons pas observé de différences au niveau de la morphologie trophique entre les deux formes.

Mots clés

Polymorphisme trophique, omble de fontaine, morphologie, comportement alimentaire, taux de capture, patron d’activité, comportement de nage

Abstract

Question: Do morphological and behavioural differences observed in the field between littoral and pelagic brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), persist in their progeny, when progeny are reared under similar laboratory conditions?

Methods: Young-of-the-year of the pelagic and littoral forms were raised in the laboratory and experiments began after the first feeding, when the fry were approximately 4 months old. Swimming and foraging behaviour as well as morphological characters of individuals were measured.

Conclusions: Morphological characters used to identify brook charr ecotypes in the field (pectoral fin length and dorsal fin base length) were inherited in the progeny. Littoral offspring exhibited a deeper body and longer pectoral fins and dorsal fin base than pelagic offspring. Furthermore, the foraging experiments indicated that naïve littoral offspring were significantly more efficient than pelagic ones when feeding on bloodworms (higher capture rate and lower rejection rate) while pelagic individuals tended to have higher capture rates than littoral ones when feeding on *Daphnia* sp. These results suggest that there is a genetic component to trophic polymorphism in brook charr and that behavioural diversification is not constrained by morphological traits, because we found no difference in trophic morphology between the two forms.

Keywords

Trophic polymorphism, brook charr, morphology, foraging behaviour, capture rate, activity pattern, swimming behaviour

Introduction

Trophic polymorphism occurs when individuals of the same species express discrete phenotypes related to differential niche use. Usually, divergent forms (or ecotypes) can be distinguished on the basis of several traits including behaviour, colouration, morphology, and life history (Smith & Skúlason, 1996). In northern latitudes, lakes offer two main discrete functional habitats, the littoral and the pelagic areas (Schluter, 1996), and studies reporting on trophic polymorphism generally involve littoral and pelagic forms associated with these habitats (Robinson & Wilson, 1994; Smith & Skúlason, 1996; Robinson & Parsons, 2002). Among divergent traits, behaviour may constitute an early stage in the development and evolution of trophic polymorphism (Wimberger, 1994; Smith & Skúlason, 1996; McLaughlin, 2001; Swanson *et al.*, 2003). Ecological contexts that promote the initial diversification of behaviours are still not well understood, in part because the literature on trophic polymorphism reports cases where behavioural differences are related to well-defined ecotypes (e.g. Malmquist, 1992; Skúlason *et al.*, 1993; Adams & Huntingford, 2002; Klemetsen *et al.*, 2002; Rogers *et al.*, 2002). There are essentially two kinds of trophic polymorphism in fishes: one involves conspicuous differences between forms while the other one is much more subtle, where morphological differences can only be detected with accurate measurements and multivariate statistical analysis (Skúlason & Smith, 1995; Robinson & Wilson, 1996; Bourke *et al.*, 1999; Peres-Neto & Magnan, 2004). It is expected that behavioural diversification precedes morphological diversification (Wimberger, 1994; Skúlason & Smith, 1995; Bourke *et al.*, 1999; Adams *et al.*, 2003). However, few studies report examples of behavioural differences in foraging tactics, where individuals exhibit no or only subtle morphological segregation (McLaughlin, 2001). Recently emerged *S. fontinalis* foraging in still-water pools along the sides of streams exhibited conspicuous differences in foraging tactics without exhibiting morphological segregation (*see* McLaughlin *et al.*, 1994;

1999; McLaughlin, 2001). Studies in this kind of system could allow a better understanding of conditions and mechanisms promoting behavioural specialization before its reinforcement by morphological differences. Heredity (Skúlason *et al.*, 1993; Adams & Huntingford, 2002), behavioural flexibility related to spatial and temporal variations in food availability (Dill, 1983; Day & McPhail, 1996), or some kind of learning (Ehlinger, 1989; 1990) have been proposed to explained behavioural divergences.

Brook charr inhabiting oligotrophic lakes of the Canadian Shield exhibit a subtle trophic polymorphism, where some individuals are specialists better adapted to feeding in the littoral habitat and others are specialists better adapted to feeding in the pelagic habitat (Venne & Magnan, 1995; Bourke *et al.*, 1997; 1999; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002). In a study using telemetry, Bourke *et al.* (1997) found that adult brook charr exhibited individual differences in habitat use in two lakes of this system: 50% of radio-tracked individuals were found mainly in the littoral zone, 18% in the pelagic zone, and 32% travelled between the two zones. Furthermore, individual differences in habitat preference were related to functional differences in body morphology: pelagic individuals are more fusiform and have shorter pectoral fins than littoral ones (Bourke *et al.*, 1999; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002; 2004; Marchand *et al.*, 2003). In this example, differences in morphology are related to swimming modes (cruising versus manoeuvring) but not to trophic ecology.

The objective of the present study was to determine if morphological and behavioural differences between forms observed in the field persist in their progeny when progeny are reared under similar laboratory conditions. Based on habitat use by the two forms in the field (Bourke *et al.*, 1997), it was hypothesized that offspring of the pelagic form will spent more time swimming

in the water column while those of the littoral form will spend more time near the bottom. Furthermore, experiments on feeding performance were conducted to assess differences between the two forms when they feed on typical zooplankton (*Daphnia* sp.) and benthic (bloodworms) prey. Based on diet segregation observed in the field (*see* Bourke *et al.*, 1999), it was hypothesized that naïve offspring of littoral individuals will have higher capture rates than the pelagic ones when feeding on benthic prey and vice versa if the feeding behaviour of ecotypes is heritable.

Materials and methods

Experimental fish and rearing conditions

During fall 2003, littoral and pelagic brook charr were sampled on the main spawning ground of Lake Ledoux in the Mastigouche Reserve (Québec) Canada (46°48'10"N, 73°16'45"W) using gill nets. To identify ecotypes in the field, allometric relationships between body and fin lengths that had been developed for each form in a previous study were used (Bourke *et al.* 1997). In the field, pelagic individuals were selected if the lengths of both the pectoral and dorsal fins were below than expected from the size-adjusted regression lines for the pelagic form while littoral fish were selected if the lengths of both fins were above the size-adjusted regression line for the littoral form. Eggs were fertilized artificially according to the dry method described by Piper *et al.* (1982) to produce three full-sib families for each of the pelagic and littoral forms.

Eggs were incubated at $6 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ in ascending-current incubators (MariSource, Milton, WA) connected to a glycol cooling system. Upon hatching, 300 individuals per family were transferred into separate 76-l rearing tanks. Upon yolk sac resorption, exogenous feeding was initiated with commercial food pellets distributed from automatic overhead feeders that

functioned continuously over the 12-h daylight period. The offspring were fed with *Biodiet starter* Corey # 0.5, # 0.7, and # 1.0 food pellets as they grew. The daily quantity of food was estimated from bioenergetic models for salmonid rearing (Ralston Purina, Canada). Rearing tanks were equipped with biological filters and were connected to a glycol cooling system ($\pm 0.1^{\circ}\text{C}$). Water alkalinity and hardness were adjusted to 65 mg l^{-1} of CaCO_3 by adding sodium bicarbonate (Na_2HCO_3) and calcium chloride (CaCl_2). Light intensity ($\sim 40\text{ lux}$), water temperature (12°C), and photoperiod (12L:12D) were held constant during the rearing period. One month before the beginning of the experiment, fish were acclimatized to a water temperature of 15°C . Ammonia (NH_3 ; $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), nitrites (NO_2 ; $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$), and water hardness ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ of CaCO_3) were estimated using standard procedures (APHA, 1989) and kept within the tolerance limits for salmonid aquaculture (MAPAQ, 1990). All manipulations involving fish met Canadian Council on Animal Care (CCAC) regulations and were supervised by the Animal Care Committee of the Université du Québec à Trois-Rivières.

Experimental conditions

Experiments began after the first feeding, when the fry were approximately 4 months old. The experimental set-up consisted of twelve 50-l aquaria (50 cm long x 25 cm wide x 40 cm high) set on shelves. To ensure that the experimental conditions were as homogeneous as possible, every aquarium was equipped with an overhead fluorescent light (Aqua~Glo Fluorescent, 14 W). This system provides a light spectrum similar to natural conditions. The photoperiod remained 12L:12D and lights were switched on one hour before the beginning of the experiments. The water was kept at room temperature (range $14\text{-}16^{\circ}\text{C}$ during the whole experiment). Each aquarium was equipped with a filter (AquaClear Mini Power Filter-110 V) and water was oxygenated using air stones fixed near the bottom. The back of the aquarium was

covered with a white plastic plate to facilitate observations of fish and their prey during the trials. Black curtains were placed on the sides to prevent any interaction between adjacent aquaria. All experiments were video-recorded using a camera (Panasonic WV-BP130 series; 1/3" B/W CCD) set in front of the aquaria to allow later viewing. For feeding trials, direct observations were also made behind a black curtain to avoid disturbing the fish. The fish did not show any signs of stress during the experiments.

Morphological analyses

Morphological characters were measured on the left side of the fish at the end of each trial with a Mytutoyo digital calliper ($\pm 0.01\text{mm}$) connected to a computer (Fig. 3.1). The swimming and trophic characters selected are among the most representative to discriminate ecotypes in several polymorphic species (e.g. Malmquist, 1992; Adams *et al.*, 1998; Jonsson & Skúlason, 2000; Robinson *et al.*, 2000; Proulx & Magnan, 2002). Total length (L_T ; $\pm 0.1\text{ mm}$) and mass (g; $\pm 0.01\text{ g}$) were also measured. Sex could not be determined due to the small size of individuals.

Activity patterns

The time in seconds spent performing each of the following behaviours was recorded to compare the activity patterns of both ecotypes: 1) Fast swimming: when the fish was using caudal propulsion for swimming, 2) Slow swimming: when the fish was using mostly its pectoral fins for displacement, 3) Hovering in open water: when the fish was stationary, using its pectoral fins to maintain its position, and 4) Resting: when the fish was resting on its pectoral and pelvic fins on the bottom. One fish was placed in an aquarium for 15 minutes. A single fish was used because interactions were observed among fish when there were two or more in the same aquarium during pilot experiments. Ten trials per family were performed for a total of 30 fish per

ecotype. Twelve trials were performed each morning between 08:00 and 11:00 for five consecutive days. Each aquarium was divided into five depth intervals of 8 cm from the bottom to the surface to determine the proportion of time spent hovering in each section of the water column. Fish were placed in the aquarium 24 h before the beginning of the experiment and were not fed during this acclimation period.

Foraging behaviour

Four behavioural traits were estimated when fish were feeding on bloodworms (benthic prey) and *Daphnia* sp. (open-water prey) to compare the foraging behaviour of both ecotypes: 1) Capture rate (the number of prey consumed per minute per fish during an experiment). The duration of an experiment was defined as the time elapsed between the preys delivery and when all preys were consumed or when fish stopped feeding for one minute. Fish stopped feeding before the consumption of all prey in only three trials with benthic prey. 2) Reaction time (the time in seconds between preys delivery and the first attack by a fish). 3) The number of rejected prey per fish (a prey ejected from the mouth after being grabbed). 4) The number of fish participating in a given feeding trial (the fish were in groups of five per trial during these experiments). The number of fish participating in a given feeding trial and the number prey rejection were used to correct the capture rate and the number of rejected prey per fish, respectively. Ten trials per family were performed for a total of 150 fish per ecotype and each prey type (benthic and open-water prey). Six trials were performed every morning between 08:00 and 10:00. The fish used in the foraging experiments were naïve (they had never been in contact with bloodworms or *Daphnia*). At this time, fish were approximately 4-6 months past the date of first feeding and were large enough to feed on the bottom prey. Venne & Magnan (1995) found benthic organisms such as chironomids and *Daphnia* in the diet of young-of-the-year of similar

size in the field. The fish were placed in the aquarium 48 h before the beginning of the experiments and were not fed during this period. Pilot experiments confirmed that the response of the fish to benthic and zooplanktonic prey were better when they had been starved 48 h rather than 24 h before a trial. Thirty frozen bloodworms (commercially available; mean length=11.18 mm, SD=1.18, $n=30$) were placed on the bottom of the aquarium with a tea infuser spoon while thirty *Daphnia* sp. (raised in our laboratory; mean length=1.81 mm, SD=0.34, $n=30$) were added at the same time below the water surface with a syringe (60 ml, 3.5 mm opening diameter). Two trials with benthic prey were excluded because both direct observation and the video recording did not allow for an accurate estimation of the capture rate (many fish were feeding at the same time in the same area of the aquarium).

Statistical analysis

Prior to statistical analysis, each morphological character was first log-transformed to meet the conditions of linearity and to stabilize the variances. The two forms were compared by computing the residuals from the pooled within-group regression line of each morphological character on total length. These residuals are considered to be approximately independent of fish size and should reflect the variation resulting from measurement errors and biological deviations of individuals from the predicted character-length relationship (Kuhry & Marcus, 1977). Discriminant function analysis (DFA) was used to assess which morphological characters were the most efficient to predict group membership of the littoral and pelagic individuals, if any. Tolerance values were low for some descriptors when all shape variables were included in the model, indicating collinearity among some morphological characters. Thus, a stepwise procedure (backward selection) was used to eliminate the redundant characters. The cut-off significance values for variable selection, p-to-enter and p-to-remove, were both set to a probability $P=0.15$ to

ensure that important discriminating characters were not excluded from the analysis (Tabachnick & Fidell, 2001). The jackknife method of classification was used to cross-validate group attribution.

The data on activity patterns did not meet the conditions of normality and homogeneity of variances needed for parametric analyses. Thus, the percent of time spent in fast swimming, slow swimming, hovering at a given depth, and resting by the two ecotypes were compared with Mann-Whitney *U*-tests. Similar analyses were also performed on pooled variables: fast and slow swimming, the time spent to hovering at the five depth intervals, and total percent time stationary (hovering + resting).

Linear mixed models (procedure MIXED; SAS statistical package, 2000) were used to compare reaction times and capture rate of ecotypes on benthic and open-water prey (Littell *et al.*, 1996). The models were built using the ecotype and the family (ecotype) as fixed and random effects, respectively. Due to logistic problems with the production of *Daphnia*, the trials with this prey were performed after those with benthic prey were finished. As the trials with these two preys were not randomized, the analyses with zooplanktonic and benthic prey were treated separately. A Kolmogorov-Smirnoff Lilliefors test was used to test for the normality of the residuals while an F-max test was used to test for homogeneity of variances. Because the number of rejected prey per fish did not meet the conditions of the parametric analyses, a Mann-Whitney *U*-test was used to detect any differences between the two ecotypes. Systat 8.0 was used to perform the non-parametric tests while SAS version 8.0 was used to run the mixed models.

Results

Morphological variations

The DFA indicated that the two ecotypes were significantly different in terms of body shape (Table 3.1). The frequency distributions of the discriminant function scores show the overlap between the pelagic and littoral groups (Fig. 3.2). Among the six traits retained by the stepwise procedure, inspection of the standardized canonical coefficients revealed that littoral offspring exhibited a deeper body, longer pectoral fins, and a longer dorsal fin base than the pelagic ones (Table 3.1). The two latter characters were used to identify the ecotypes in the field, indicating that these morphological characters were inherited by the progeny. Furthermore, pectoral and dorsal fin lengths of the progeny follow the same pattern (in direction and amplitude) as the parental stock (Fig. 3.3). The mean size-adjusted (\pm SE) pectoral fin and the dorsal fin base were respectively 8.68 mm (0.05) and 6.84 mm (0.03) for the littoral form and 8.16 mm (0.05) and 6.60 mm (0.03) for the pelagic form. These values represent an overall difference of 6% for the pectoral fin and 4% for the dorsal fin base between the two ecotypes. The *a posteriori* classification accuracy of the DFA (the jackknife classification procedure) correctly reclassified 218 of 300 (73%) littoral individuals and 227 of 300 (75%) pelagic individuals to their appropriate group, for an overall classification of 74%.

Activity pattern

Mann-Whitney *U*-tests on activity pattern did not show any significant differences in the swimming behaviours of littoral and pelagic ecotypes ($P > 0.05$; active swimming: $U=418$, $P=0.582$; slow swimming: $U=491$, $P=0.515$; total active pattern: $U=413$, $P=0.582$). The two ecotypes did not show significant differences in inactive behaviours ($P > 0.05$; hovering 0-8 cm depth: $U=421$, $P=0.638$; 8-16 cm depth: $U=475$, $P=0.569$; 16-32 cm depth: $U=438$, $P=0.820$; 32-

40 cm depth: $U=536$, $P=0.150$; total hovering: $U=468$, $P=0.772$; resting: $U=436$, $P=0.585$; total inactive pattern: $U=487$, $P=0.582$) (Fig. 3.4a,b).

Foraging behaviour

There were no significant differences in the reaction time of the two ecotypes when feeding on *Daphnia* sp. ($F=0.11$, $P=0.746$) or on bloodworms ($F=1.84$, $P=0.248$). The capture rate of bloodworms was significantly higher in littoral than in pelagic individuals ($F=13.36$, $P=0.001$; mean \pm SE: 3.35 ± 0.48 vs. 1.51 ± 0.20 captures $\cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{fish}^{-1}$ respectively, $n=58$; Fig. 3.5b). In contrast, the capture rate of *Daphnia* sp. was not significantly different between the two ecotypes ($F=0.38$, $P=0.541$), although pelagic individuals tended to have higher capture rates than littoral ones (mean \pm SE: 1.95 ± 0.25 vs. 1.55 ± 0.15 captures $\cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{fish}^{-1}$ respectively, $n=60$; Fig. 3.5a). Also, the number of rejected bloodworms was significantly higher in pelagic (mean \pm SE: 1.88 ± 0.30) than in littoral (0.43 ± 0.10) individuals ($U=218$, $P=0.0003$). Rejection of *Daphnia* sp. was not observed by individuals of either ecotype during the experiments.

Discussion

This study revealed that characters used to identify brook charr ecotypes in the field (pectoral fin length and dorsal fin base length) were inherited in the progeny when offspring were reared under similar laboratory conditions. Furthermore, the foraging experiments indicated that naïve littoral offspring were significantly more efficient than pelagic ones when feeding on benthic prey (higher capture rate and lower rejection rate) while pelagic individuals tended to have higher capture rates than littoral ones when feeding on *Daphnia* sp. These results suggest that there is a genetic component to trophic polymorphism in brook charr. Finally, our results suggest that behavioural diversification is not constrained by morphological diversification in

brook charr because we did not observe inherited difference in trophic morphology between the two forms. This support the hypothesis that behavioural diversification precedes morphological diversification in the evolution of trophic polymorphism of fishes (Wimberger, 1994; Smith & Skúlason, 1996).

Morphological variations

The results of the present study show that morphological differences between littoral and pelagic brook charr are heritable from both males and females (Fig. 3.3). Littoral offspring exhibited a deeper body (i.e. were stouter) as well as longer pectoral fins and dorsal fin base than the pelagic ones after controlling for the effect of body size. Also, the DFA on morphological characters allowed for an effective reclassification (74%) of individuals into their appropriate group. These morphological differences between littoral and pelagic brook charr from Lake Ledoux are stable: they were observed in six independent studies investigating wild fish (Bourke *et al.*, 1997; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002; 2004; Marchand *et al.*, 2003; and the present study). Furthermore, morphological differences appear adaptive because each ecotype seems better adapted to forage in its own habitat (i.e. benthic individuals in the littoral zone and pelagic individuals in the open-water habitat) based on the usual relationships established between swimming ability and morphology at the interspecific level (Gatz, 1979; Webb, 1984; Svanbäck & Eklöv, 2002). Given that pelagic brook charr feed mainly on zooplankton (Bourke *et al.*, 1999), sustained swimming ability that provides high search rates might be advantageous in exploiting such a patchily distributed resource (e.g. Webb, 1984; Ehlinger, 1990). In this context, a fusiform body shape and short pectoral and dorsal fins are expected to reduce the energetic cost of swimming by minimizing drag (Gatz, 1979; Webb, 1984; Drucker & Lauder, 2003) and thus should improve searching and feeding performances on dispersed and mobile prey, like

zooplankton in open water. In contrast, littoral brook charr feed mostly on zoobenthos (Bourke *et al.*, 1999), thus the ability for slow and precise manoeuvring should help when searching and capturing benthic organisms in a complex habitat like the littoral zone. A deep body and well-developed median fins (i.e. dorsal, anal, and caudal fins) are associated with the slow and precise manoeuvring required to feed on benthic organisms in a complex habitat (such as the littoral zone) (Gatz, 1979; Webb, 1984; Ehlinger, 1990; Lauder & Drucker, 2004). A similar relationship between the length of the pectoral fin and foraging behaviour has been found in other freshwater fish, such as pumpkinseed (Ehlinger, 1990) and Arctic charr (Malmquist, 1992), suggesting a strong relationship between this character and foraging behaviour in fishes. Such relationships between morphology and swimming ability provide only indirect evidence that diversification is adaptive in fish. However, Proulx & Magnan (2002) showed that littoral individuals from Lake Ledoux lost more body lipids and proteins than pelagic ones when restricted to swimming in pelagic enclosures, suggesting that pelagic individuals spend less energy than littoral ones when swimming and foraging in this habitat.

Apart from the differences in body depth and the pectoral fin and dorsal fin base lengths, the other morphological descriptors had little significance for group discrimination. Taken together, the pattern of the canonical scores indicated the presence of two forms with a high degree of overlap (Fig. 3.2). This high overlap could indicate that the diversification between littoral and pelagic brook charr is recent in this system and more subtle than observed in other sympatric pairs of northern freshwater fish (e.g. Taylor & Bentzen 1993; Snorrason *et al.*, 1994; Pigeon *et al.*, 1997). Dynes *et al.* (1999) studied the microsatellite DNA of littoral and pelagic brook charr in two lakes of the same system (Bondi and Ledoux). While they found evidence of

microsatellite differentiation between forms in Lake Bondi, the genetic markers revealed that the degree of divergence was low.

Behavioural variations

The hypothesis of differences in activity patterns between the two forms raised in the laboratory was not confirmed. The dimensions of the experimental set-up (small 50-l aquarium; 50 cm long x 25 cm wide x 40 cm high) compared to the natural habitat may partially explain why differences in activity patterns, including depth selection, were not observed. In contrast, two studies involving sympatric forms of Arctic charr (Skúlason *et al.*, 1993; Klemetsen *et al.*, 2002) found differences in activity patterns in aquaria similar to ours (i.e. 30-l and 65-l). As for the foraging experiments with zooplankton, it can be hypothesized that fish from our system exhibit more subtle differences than those observed in other polymorphic species like Arctic charr. Nevertheless, Venne & Magnan (1995) observed that young-of-the-year brook charr were spatially segregated into two groups in relation to water depth in a lake of the same system. Contrary to the homogenous experimental conditions maintained during the laboratory experiments, habitat and resource diversity in the field are likely to play an important role in fostering resource polymorphism in fish (Smith & Skúlason, 1996). Thus, predictable patterns of phenotypic variation and stable behavioural polymorphisms for some behavioural traits (e.g. activity patterns) may be more pronounced in the field than in laboratory experiments because captive subjects are severely restricted with respect to their ability to select their habitat (Stamps, 2003).

It was predicted that naïve littoral and pelagic individuals will react more rapidly (reaction time) and be more efficient (capture rate) and more familiar (rejection rate) with benthic and

pelagic prey, respectively, based on the hypothesis that the feeding behaviour of brook charr ecotypes is heritable. The significantly higher capture rate and lower rejection rate of bloodworms by littoral individual support this hypothesis. Furthermore, although not significant, the higher capture rate of pelagic individual on *Daphnia* sp. also supports the hypothesis of heritability of feeding behaviour in brook charr ecotypes. The lower contrast in the capture rate of zooplankton between ecotypes could be an artefact related to the way fish were fed in the laboratory. From their first feeding (i.e. after yolk sac resumption) and until the beginning of the experiments, the fish of both forms were fed with very small commercial food pellets distributed from overhead automatic feeders. Fish from both forms were thus “acclimated” to feeding on trout pellets slowly sinking in the water column a foraging mode closely resembling on zooplankton. If this is the case, this highlights that fishes of the genus *Salvelinus* exhibit a high potential for plasticity in response to environmental changes (Noakes, 1989; McLaughlin *et al.*, 1994; Hutchings, 1996). The environment and the resources experienced in the field may expose individuals to a strong selection pressure that improves the resource exploitation efficiency (Ruzzante *et al.*, 1998). In this context, evolutionary mechanisms are most likely to act initially on behaviour because changes in behaviour are expected to be more flexible than changes in morphology (*see discussion by* Wimberger, 1994; Smith & Skúlason, 1996; Bourke *et al.*, 1999; Adams *et al.*, 2003). An alternative, non-exclusive hypothesis is that the diversification between littoral and pelagic brook charr is recent in this system and more subtle than that observed in other sympatric pairs of northern freshwater fishes (e.g. Malmquist, 1992; Skúlason *et al.*, 1993; Adams & Huntingford, 2002; Klemetsen *et al.*, 2002; Rogers *et al.*, 2002).

From a mechanistic point of view, the significantly higher capture rate and lower rejection rate of bloodworms by littoral individuals than pelagic ones could be related to an inherited

propensity to feed on benthic prey. Diet choices and high rejection rates are usually based on constraints imposed by morphology of both predators and prey (Skúlason *et al.*, 1993; Gill & Hart, 1994). For example, Adams & Huntingford (2002) found that inherited differences in gape placed constraints on foraging ability of two sympatric morphs Arctic charr, and were associated with their inherited differences in dietary preference. The prey size spectrum accessible to a fish is closely related to its mouth width (Wankowski & Thorpe, 1979; Wainwright, 1988) while prey rejection is associated with difficulty in manipulating them (Wankowski, 1979). However, in the context of the subtle polymorphism in brook charr, the differences in trophic morphology between littoral and pelagic individuals cannot explain the observed differences in capture and rejection rates of bloodworms. The mouth width of the two ecotypes did not differ significantly (mouth width \pm SD littoral vs. pelagic individuals: 3.84 ± 0.23 vs. 3.81 ± 0.22 ; $n=300$, $t=1.78$; $P=0.125$). Furthermore, the lack of differentiation in trophic-related morphology in brook charr ecotypes from Lake Ledoux (Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan 2002; 2004; and the present study) suggests that traits associated with swimming demands are more important than those used for food acquisition and manipulation in this system. This suggests that behavioural diversification is not constrained by morphological diversification in brook charr.

In conclusion, this study supports the hypothesis of inherited differences in morphology and foraging behaviour in brook charr. Even though the differences between the two forms are subtle, behavioural and morphological divergences observed in the field persist in the progeny reared in the laboratory, suggesting a genetic component to trophic polymorphism. Nevertheless, these differences are less contrasting than those observed in other polymorphic species, suggesting that this lacustrine system is at an early stage of evolutionary divergence (Dynes *et al.*, 1999). To our knowledge, this study is among the first to show the occurrence of inherited

behaviour in ecotypes from a subtle trophic polymorphism. These results, together with those of McLaughlin (2001), support the hypothesis that behavioural diversification precedes morphological diversification in the evolution of trophic polymorphism in fishes.

Acknowledgements

We thank Étienne Drouin, Mélanie Froment, and Sylvain Thélème for their laboratory assistance. We also thank Dr. Andrea Bertolo for his help with statistical analyses and Dr. Guy Samson for constructive comments on an earlier version of this work. This project was supported by a grant from Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada and the Canada Research Chair program to P. Magnan. S. Sacotte was supported by a post-graduate fellowship from NSERC.

References

- Adams, C. E., Fraser, D., Huntingford, F. A., Greer, R. B., Askew, C. M. & Walker, A. F. (1998). Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **52**, 1259-1271.
- Adams, C. E. & Huntingford, F. A. (2002). The functional significance of inherited differences in feeding morphology in a sympatric polymorphic population of Arctic charr. *Evolutionary Ecology* **16**, 15-25.
- Adams, C. E., Woltering, C. & Alexander, G. (2003). Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **78**, 43-49.
- APHA (American Public Health Association). (1989). Standard methods for the examination of water and wastewater, 17th edition. Washington, D.C., APHA Press.

- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1997). Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**, 783-794.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1999). Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* **13**, 19-31.
- Day, T. J. & McPhail, J. D. (1996). The effect of behavioural and morphological plasticity on foraging efficiency in the threespine stickleback (*Gasterosteus* sp.) *Oecologia* **108**, 380-388.
- Dill, L. M. (1983). Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **40**, 398-408.
- Drucker, E. G. & Lauder, G. V. (2003). Function of pectoral fins in rainbow trout: behavioral repertoire and hydrodynamic forces. *Journal of Experimental Biology* **206**, 813-826.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. & Rodriguez, M. A. (1999). Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**, 955-972.
- Ehlinger, T. J. (1989). Learning and individual variation in bluegill foraging: habitat-specific techniques. *Animal Behaviour* **38**, 643-658.
- Ehlinger, T. J. (1990). Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**, 886-896.
- Gatz, A. J., Jr. (1979). Community organisation in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* **60**, 711-718.
- Gill, A. B. & Hart, P. J. B. (1994). Feeding behaviour and prey choice of the threespine stickleback: the interacting effect of prey size, fish size and stomach fullness. *Animal Behaviour* **47**, 921-932.

- Hutchings, J. A. (1996). Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *Ecoscience* **3**, 25-32.
- Jonsson, B. & Skúlason, S. (2000). Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlíðarvatn, a shallow Icelandic lake. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**, 55-74.
- Klemetsen, A., Elliott, J. M., Knudsen, R. & Sørensen, P. (2002). Evidence for genetic differences in the offspring of two sympatric morphs of Arctic charr. *Journal of Fish Biology* **60**, 933-950.
- Kuhry, B. & Marcus, L. F. (1977). Bivariate linear models in biometry. *Systematic Zoology* **26**, 201-209.
- Lauder, G. V. & Drucker, E. G. D. (2004). Morphology and experimental hydrodynamics of fish fin control surface. *IEEE Journal of Oceanic Engineering* **29**, 556-571.
- Littell, R. C. , Milliken, G. A., Stroup, W. W. & Wolfinger, R. D. (1996). SAS System for mixed models. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Malmquist, H. J. (1992). Phenotype-specific feeding behaviour of two Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia*, **92**, 354-362.
- Marchand, F., Magnan, P. & Boisclair, D. (2003). Differential time budgets of two forms of juvenile brook charr in the open-water zone. *Journal of Fish Biology* **63**, 687-698.
- McLaughlin, R. L. (2001). Behavioural diversification in brook charr: adaptive responses to local conditions. *Journal of Animal Ecology* **70**, 325-337.
- McLaughlin, R. L., Ferguson, M. M. & Noakes, D. L. G. (1999). Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**, 386-395.

- McLaughlin, R. L., Grant, J. W. A. & Kramer, D. L. (1994). Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **51**, 268-279.
- MAPAQ (Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation Québec). 1990. Atelier de travail sur la génétique des salmonidés d'élevage au Québec. Cahier de conférences. Québec: Gouvernement du Québec.
- Noakes, D. L. (1989). Early life history and behaviour of charrs. *Physiology and Ecology Japan Spec.* **1**, 173-186.
- Peres-Neto, P. R. & Magnan, P. (2004). The influence of swimming demand on phenotypic plasticity and morphological integration: a comparison of two polymorphic charr species. *Oecologia*, **140**, 36-45.
- Pigeon, D., Chouinard, A. & Bernatchez, L. (1997). Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Salmonidae). *Evolution*, **51**, 196-205.
- Piper, R. G., McElwain, I. B., Orme, L. E., McCraren, J. P., Fowler, L. G. & Leonard, J. R. (1982). Fish hatchery management. Washington: U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2002). Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environnemental Biology of Fishes* **64**, 127-136.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2004). Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research* **6**, 503-522.

- Robinson, B. W. & Parsons, K. J. (2002). Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* **59**, 1819-1833.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S. (1994). Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *The American Naturalist* **144**, 596-627.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S. (1996). Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* **10**, 631-652.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S. & Margosian, A. S. (2000). A pluralistic analysis of character release in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Ecology* **81**, 2799-2912.
- Rogers, S., Gagnon, V. & Bernatchez, L. (2002). Genetically based phenotype-environment association for swimming behavior in lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis* Mitchill). *Evolution* **56**, 2322-2329.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Macchi, P. J. & Alonso, M. F. (1998). Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* **65**, 191-214.
- SAS Institute Inc. (2000). *SAS/STAT User's Guide, Release 8.0*. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Schluter, D. (1996). Ecological causes of adaptive variation. *American Naturalist* **148**, S40-S64.
- Skúlason, S. & Smith, T. B. (1995). Resource polymorphism in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 366-370.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Ota, D. & Noakes, D. L. G. (1993). Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behaviour* **45**, 1179-1192.

- Smith, T. B. & Skúlason, S. (1996). Evolutionary significance of resource polymorphism in fishes, amphibians and birds. *Annual Review of Ecology and Systematic* **27**, 111-133.
- Snorrason S. S., Skúlason, S., Jonsson, B., Malmquist, H. J., Jónasson, P. M., Sandlund, O. T. & Lindem, T. (1994). Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenic niche shifts. *Biological Journal of the Linnean Society* **52**, 1-18.
- Stamps, J. (2003). Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Animal Behaviour* **66**, 1-13.
- Svanbäck, R. & Eklöv, P. (2002). Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenic growth trajectories in perch. *Oecologia*, **131**, 61-70.
- Swanson, B. O., Gibb, A. C., Marks, J. C. and Hendrickson, D. A. (2003). Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in cichlid, *Herichthys minckleyi*. *Ecology* **84**, 1441-1446.
- Tabachnick, B. G. & Fidell, L. S. (2001). Using multivariate statistics, 4th ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Taylor, E. B. & Bentzen, P. (1993). Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelts (*Osmerus*) in northeastern North America. *Evolution* **47**, 813-832.
- Venne, H. & Magnan, P. (1995). The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* **46**, 669-686.
- Wainwright, P. C. (1988). Morphology and ecology: functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology* **69**, 635-645.
- Wankowski, J. W. J. (1979). Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* **14**, 89-100.

- Wankowski, J. W. J. & Thorpe, J. E. (1979). The role of food particle size in the growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology* **14**, 351-370.
- Webb, P. W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**, 107-120.
- Wimberger, P. H. (1994). Trophic polymorphism, plasticity, and speciation in vertebrates. In *Theory and Application in Fish Feeding Ecology* (D. J. Stouder, K. L. Fresh & R. J. Feller eds), pp. 19-43. Columbia: University of South Carolina Press.

Table 3.1. Results of the discriminant function analysis to compare shape characteristics of littoral and pelagic brook charr reared in the laboratory (backward selection procedure).

Discriminant morphological character	Mean size-adjusted length; mm \pm SE		Canonical score	Wilks' lambda	<i>F</i> value	<i>P</i> value
	Littoral ecotype	Pelagic ecotype				
<i>Swimming-related traits</i>						
Pectoral fin length	8.68 \pm 0.05	8.16 \pm 0.05	0.72	0.71	40.37	< 0.0001
Dorsal fin base length	6.84 \pm 0.03	6.60 \pm 0.03	0.36			
Body height	12.02 \pm 0.05	11.81 \pm 0.05	0.15			
<i>Trophic-related traits</i>						
Lower jaw length	9.41 \pm 0.04	9.10 \pm 0.04	0.39			
Snout length	2.85 \pm 0.02	2.83 \pm 0.02	-0.14			
Mid-head length	6.71 \pm 0.03	6.58 \pm 0.03	0.12			

Note: Sample size for the analysis comprised 300 littoral and 300 pelagic individuals from the foraging experiments with benthic and zooplanktonic prey pooled together. The means length for each morphological character were size-adjusted to facilitate comparisons between the two ecotypes.

Figure captions

Figure 3.1. Locations of the morphological characters related to feeding efficiency and swimming measured on the left side of the young-of-the-year brook charr. MHL: mid-head length; SL: snout length; LJL: lower jaw length; MBL: maxillary bone length; HL: head length; HDE: head depth at the eye; HDO: head depth at the operculum; PFL: pectoral fin length; DFL: dorsal fin base length; BD: body depth; CPD: caudal peduncle depth; BW: body width; MW: mouth width.

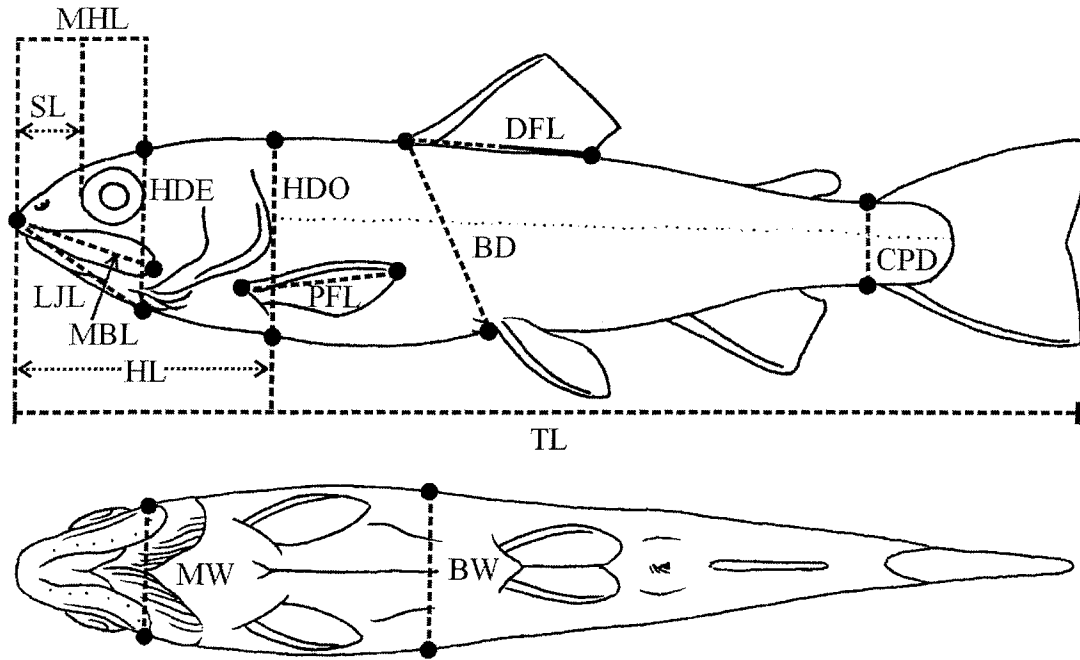
Figure 3.2. Frequency distribution of the discriminant scores for littoral (filled bars) and pelagic (open bars) individuals. Sample size for the analysis comprised 300 littoral and 300 pelagic individuals from the foraging experiments with benthic and zooplanktonic prey (pooled).

Figure 3.3. Size-adjusted pectoral and dorsal fin lengths for each adult female brook charr (a), each adult male brook charr (b), and the means (\pm SE) for their progeny (c). Filled circle represent the littoral families while open circles represent the pelagic families. The morphological characters were adjusted to a total length of 300 mm and 71 mm for adults and the progeny respectively.

Figure 3.4. (a), percent time spent by the littoral (filled bars) and pelagic (open bars) individuals for each activity pattern. The five intervals depth (cm) correspond to the time spent to hovering at a given depth; (b), percent time spent by the littoral and pelagic individuals on total active swimming, hovering and inactive behaviour.

Figure 3.5. Box plots illustrating feeding performance of individual littoral and pelagic families and for the littoral and pelagic families pooled together (a) on zooplanktonic prey and (b) benthic

prey. Actual capture rate data are presented here, but statistical analyses were performed on log-transformed data.

**Fig. 3.1**

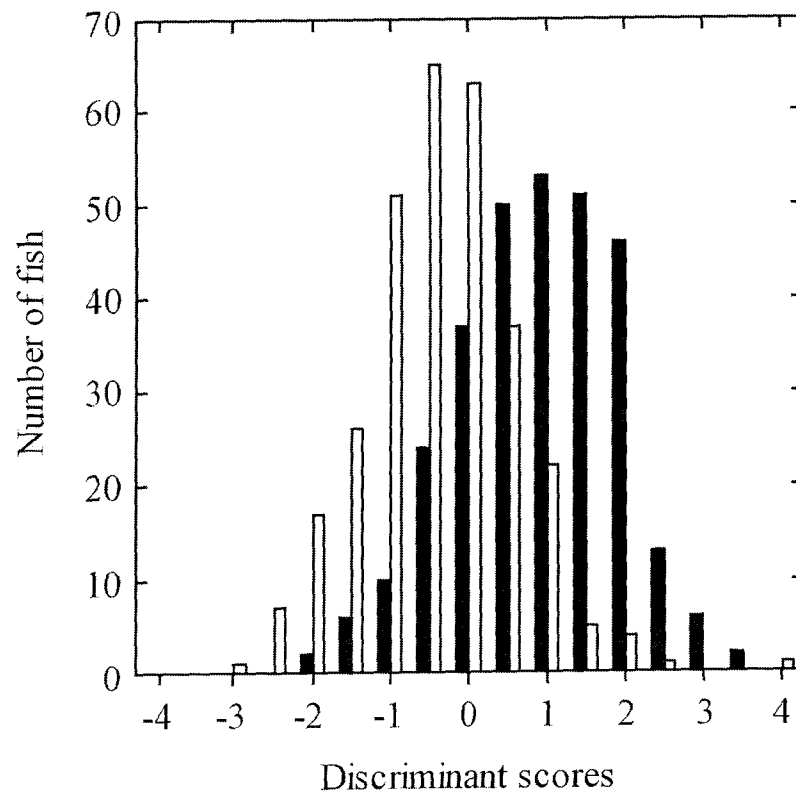
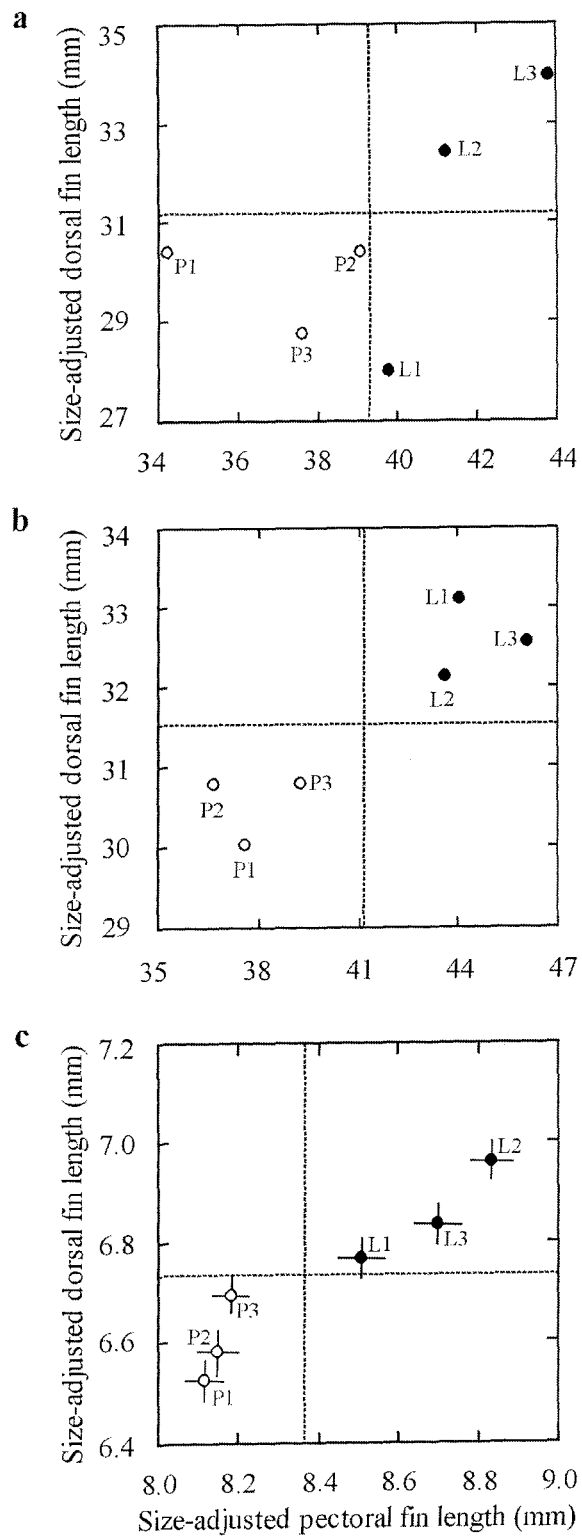
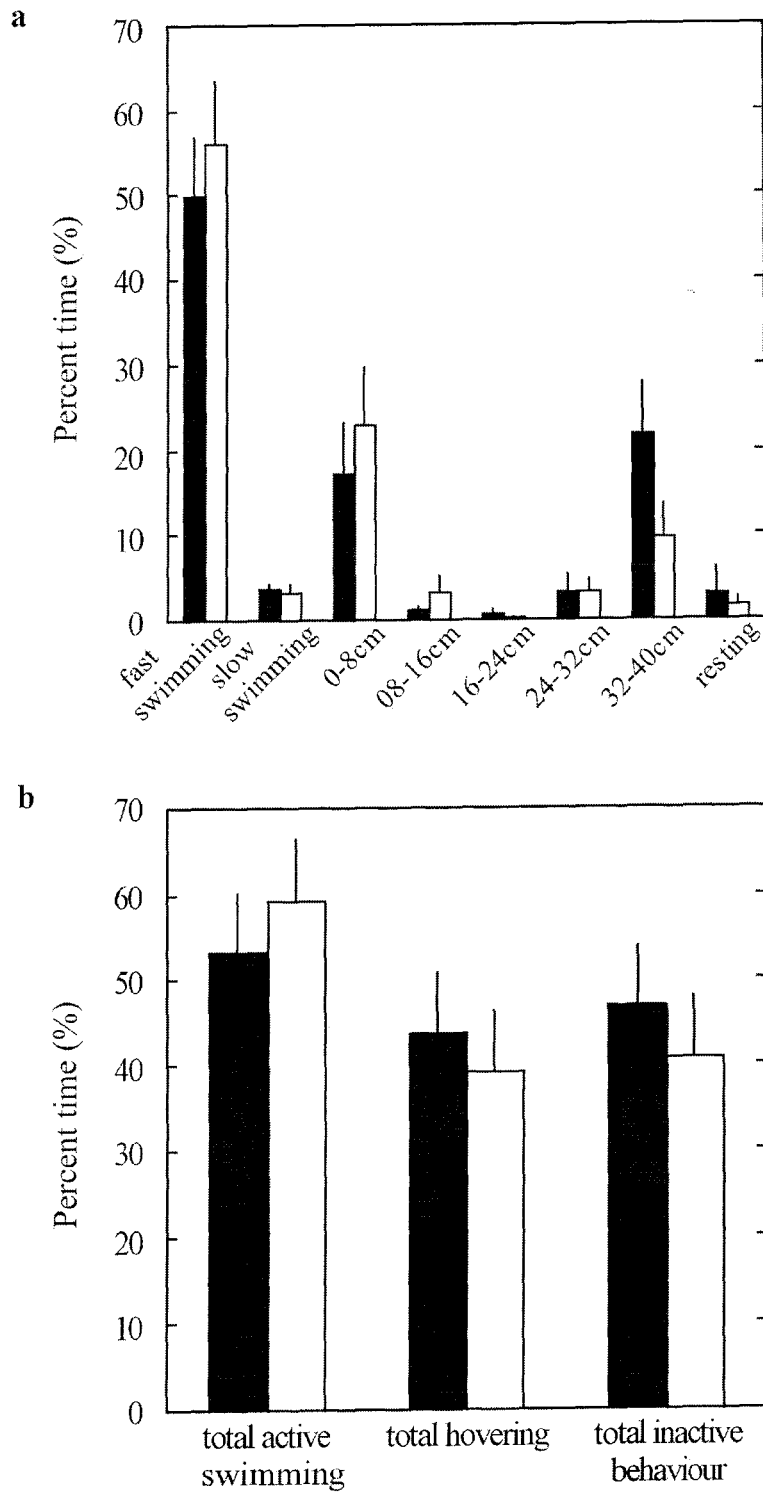


Fig. 3.2

**Fig. 3.3**

**Fig. 3.4**

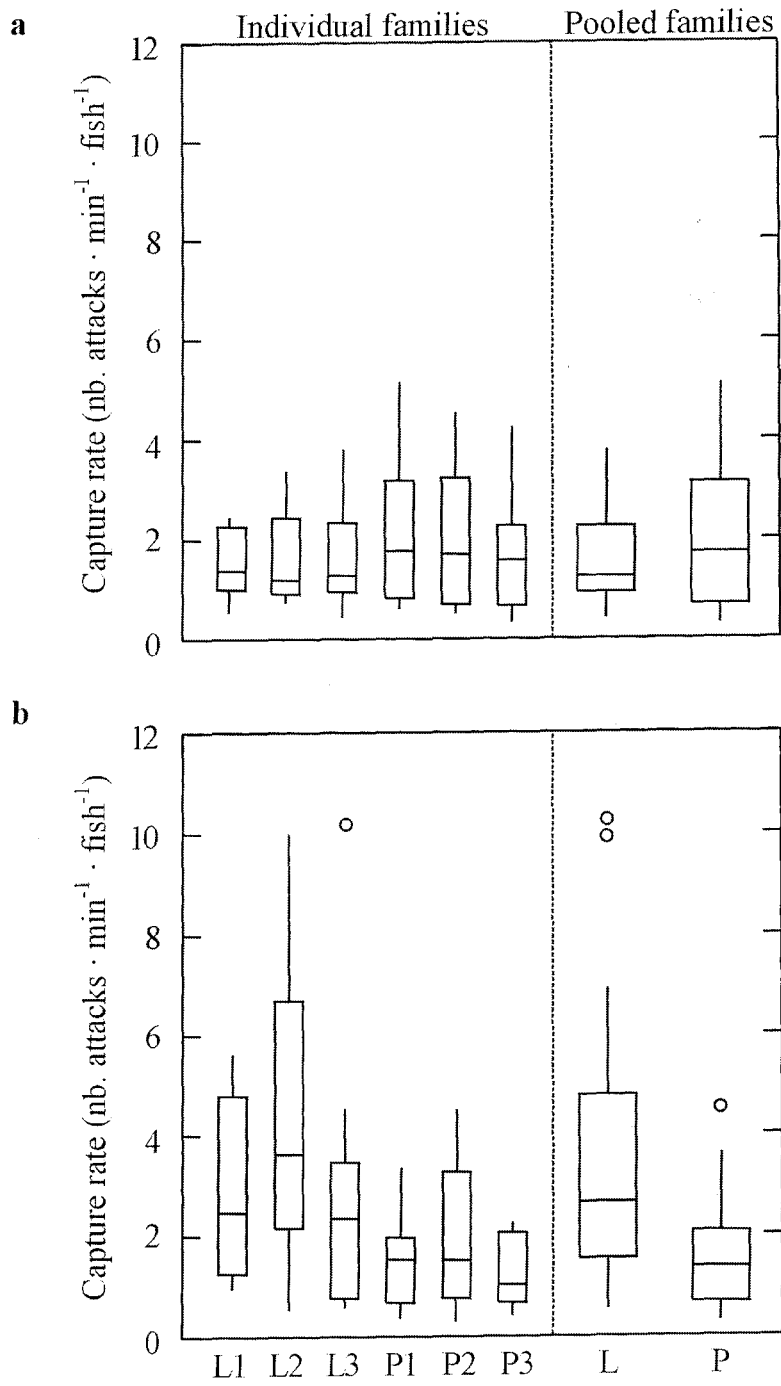


Fig. 3.5

QUATRIÈME CHAPITRE

THE UNDERLYING NATURE OF MORPHOLOGICAL VARIATIONS IN TWO LACUSTRINE BROOK CHARR ECOTYPES

LA NATURE SOUS-JACENTE DES VARIATIONS MORPHOLOGIQUES CHEZ DEUX FORMES LACTUSTRES D'OMBLE DE FONTAINE

THE UNDERLYING NATURE OF MORPHOLOGICAL VARIATIONS IN TWO LACUSTRINE BROOK CHARR ECOTYPES

Stéphane Sacotte¹ & Pierre Magnan^{1*}

¹*Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques*

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières, Québec, Canada, G9A 5H7

* Author to whom all correspondence should be addressed.

Tel.: 1-819-376-5053 #3375; fax: 1-819-376-5084

E-mail: pierre_magnan@uqtr.ca

Résumé

Les objectifs de la présente étude étaient de déterminer 1) si les caractères morphologiques des formes littorale et pélagique d'omble de fontaine sont hérités par la progéniture, et si oui, de déterminer si la morphologie de la progéniture est plus influencée par l'un des deux parents; 2) si la progéniture provenant de croisements entre les deux formes est morphologiquement intermédiaire aux formes pures (littorale et pélagique); et 3) si l'exposition à des habitats artificiels simulant les conditions littorales et pélagiques peut induire des changements morphologiques. Nous avons effectué une expérience de transplantation réciproque où chaque type de croisement était placé dans des habitats artificiels littoraux (alimentation au fond) et pélagiques (alimentation dans la colonne d'eau) durant quatre mois. Des mesures morphologiques ont été prises avant et après les expériences de transplantation réciproque. Les caractères utilisés pour identifier les écotypes en nature (nageoires pectorale et dorsale) persistent au niveau des formes littorales et pélagiques âgées de 4 mois, ce qui suggère qu'il y aurait une composante génétique derrière ces deux caractères. La morphologie des individus issus de croisements entre les deux formes n'est pas intermédiaire aux formes pures, mais ces derniers sont morphologiquement plus près des individus littoraux que des pélagiques. À 9 mois (i.e. après les expériences de transplantation réciproque), la plupart des traits n'ont pas démontré d'effets du type de croisement ou de l'habitat. Seul la nageoire pectorale a affiché une norme de réaction aux habitats artificiels. Ces résultats suggèrent que l'habitat et la ressource que les poissons expérimentent en nature doivent jouer un rôle important dans le façonnement de la morphologie des écotypes d'omble de fontaine.

Mots clés

Polymorphisme trophique, *Salvelinus fontinalis*, omble de fontaine, héritabilité, plasticité phénotypique, norme de réaction, expérience de transplantation réciproque.

Abstract

The objectives of the present study were to determine 1) if morphological characters of littoral and pelagic brook charr are inherited by the progeny, and if so, if the morphology of the progeny is more influenced by one of the parents; 2) if the progeny originating from a cross between ecotypes is morphologically intermediate to the pure forms (littoral and pelagic); and 3) if exposure to artificial habitats simulating littoral and pelagic conditions can induce morphological changes. We performed a reciprocal transplant experiment where each cross was exposed to littoral (prey captured on the bottom) and pelagic (prey captured in the open water) habitats for 4 months. Morphological measurements were taken before and after the reciprocal transplant experiment. Characters used to identify ecotypes in the field (pectoral and dorsal fins) persisted in the 4-month-old littoral and pelagic brook charr (before the beginning of the reciprocal transplant experiment), suggesting a genetic basis behind these two characters. The morphologies of the fish resulting from crosses between ecotypes were not intermediate, as we had expected, but were closer to those of the littoral individuals. At 9 months old (i.e., after the reciprocal transplant experiment), most traits did not exhibit any cross-type or habitat effects. Only the pectoral fin exhibited a reaction norm to the artificial habitats. This result suggests that the habitat and resources that fish experience in the field should play a major role in shaping this character in brook charr ecotypes.

Keywords

Trophic polymorphism, *Salvelinus fontinalis*, brook charr, heritability, phenotypic plasticity, reaction norm, reciprocal transplant experiment.

Introduction

Fish populations often exhibit morphological variations related to the resources used by individuals. In some cases, these variations involve genetic differences between groups while in other cases they are environmentally induced (Gíslason *et al.*, 1999; Robinson & Parsons, 2002). Morphological variations can be perceived as adaptations to local environmental conditions (Svanbäck & Eklöv, 2002), and their magnitude would depend on how extensively individuals of a given system have been in contact with alternative resources (Gíslason *et al.*, 1999). Thus, divergent selection regimes can lead to a specific combination of traits that improve the efficiency of resource exploitation (Ruzzante *et al.*, 1998). Lakes of the northern latitudes have two main discrete functional habitats, the littoral and pelagic zones, and studies reporting on resource-based forms (usually designated as trophic or resource polymorphism) almost always involve littoral and pelagic forms associated with these habitats (Robinson & Wilson, 1994; Skúlason & Smith, 1995).

Divergent forms can exhibit differences in size, coloration, meristic characters, or body shape (Smith & Skúlason, 1996; Alekseyev *et al.*, 2002) and can be either conspicuous or subtle (Skúlason & Smith, 1995; Peres-Neto & Magnan, 2004). Landlocked arctic charr, *Salvelinus alpinus*, provide a good example of conspicuous trophic polymorphism in several systems (e.g., Skúlason *et al.*, 1989; Alekseyev *et al.*, 2002; Andersson, 2003). On the other hand, brook charr, *Salvelinus fontinalis*, inhabiting oligotrophic lakes of the Canadian Shield exhibit a subtle polymorphism, where some individuals are specialists better adapted to feeding in the littoral habitat whereas others are specialists better adapted to feeding in the pelagic habitat (Bourke *et al.*, 1999; Dynes *et al.*, 1999; Proulx & Magnan, 2002). Previous studies have confirmed recurrent but subtle morphological differences related to habitat use in brook charr: pelagic

individuals have shorter pectoral and dorsal fins than the littoral ones (Bourke *et al.*, 1997; Dynes *et al.*, 1999; Marchand *et al.*, 2003; Proulx & Magnan, 2004). Reciprocal transplant experiments provide a classical way to estimate the contribution of the phenotypic plasticity and genetic component and as well as their interaction on an organism's morphology (Scheiner, 1993; Gotthard & Nylin, 1995; DeWitt *et al.*, 1998). Some studies have shown that phenotypic plasticity and genetic component explain a significant proportion of fish morphology (e.g. Day *et al.*, 1994), including some cases of trophic polymorphism (e.g., Mittlebach *et al.*, 1999; Robinson & Wilson, 1996; Proulx & Magnan, 2004). For example, Proulx & Magnan (2004) found that the percent variation of brook charr morphology explained by the effects of genetic and environmental factors were 17 and 15%, respectively, when the effect of sex was controlled and 13 and 26% when the effect of sex was not accounted for. However, the duration of a reciprocal transplant experiment may affect the level of morphological “adjustment” to the experimental habitats and thus bias the estimates of both the genetic and phenotypic contributions to trophic polymorphism. The goal of the present study was to determine the heritability and the phenotypic plasticity of morphological characters in a reciprocal cross between littoral and pelagic brook charr ecotypes. If trophic polymorphism is entirely phenotypic in brook charr, we would not expect to find any relationships between the morphology of pure ecotypes and their hybrids. More specifically, the objectives of the present study were to determine 1) if morphological characters of littoral and pelagic brook charr and their hybrids are inherited by the progeny, and if so, if the morphology of the progeny is more influenced by one of the parents; 2) if the progeny originating from a cross between ecotypes is morphologically intermediate to the pure forms (littoral and pelagic); and 3) if exposure to artificial habitats simulating littoral and pelagic conditions can induce morphological changes.

Materials and methods

Experimental fish and rearing conditions

During fall 2002 and 2003, adult littoral and pelagic brook charr were collected from Lake Ledoux (46°48'10"N, 73°16'45"W) in the Mastigouche Reserve, north of Trois-Rivières (Québec, Canada). Fish were sampled on the main spawning ground of the lake using monofilament gillnets. To identify ecotype in the field, allometric relationships between body and fin lengths built for each form in a previous study were used (Bourke *et al.* 1997). In the field, pelagic individuals were selected if the lengths of the pectoral and dorsal fins were below the size-adjusted regression lines for the pelagic form while littoral ones were selected if the lengths of these fins were above the size-adjusted regression line for the littoral form. In some cases, the pectoral and dorsal fins gave different ecotype classifications with this approach. Thus, we gave priority to the pectoral fins, which have been found to be more discriminant than the dorsal fins (Bourke *et al.*, 1997; Dynes *et al.*, 1999; Marchand *et al.*, 2003; Proulx & Magnan, 2004).

Eggs were artificially fertilized using the dry method described by Piper *et al.* (1982). For each year (hereafter referred to as the 2002 and 2003 cohorts), we fertilized the sexual products of 12 females and 12 males to produce 6 full-sib and 6 reciprocal maternal “hybrid” families: 3 PP, 3 LL, 3 PL, and 3 LP (capital letters indicate male x female cross types from littoral [L] and pelagic [P] individuals). Parent fish were sacrificed with an overdose of tricaine methanesulfonate (MS-222) and kept frozen for further morphological analyses. Eggs were incubated at $6 \pm 0.1^\circ\text{C}$ in 12 ascending-current incubators (MariSource, Milton, WA) connected to a glycol cooling system. After hatching, 300 individuals per family were transferred into separate 76-L rearing tanks. Upon yolk sac resorption, exogenous feeding was initiated with commercial food pellets distributed from overhead automatic feeders that functioned

continuously over the 12-h daylight period. The offspring were fed with *Biodiet starter* Corey #0.5, #0.7, and #1.0 food pellets as they grew. The daily quantity of food was estimated from bioenergetic models for salmonid rearing (Ralston Purina, Canada). At 4 months, 30 fish from each family were randomly sampled and sacrificed with an overdose of MS-222 for morphological comparisons (see below). Rearing tanks were equipped with biological filters and were connected to a glycol cooling system ($\pm 0.1^\circ\text{C}$). Water alkalinity and hardness were adjusted to 65 mg L^{-1} of CaCO_3 by adding sodium bicarbonate (Na_2HCO_3) and calcium chloride (CaCl_2). Light intensity ($\sim 40\text{ lux}$), water temperature (12°C), and photoperiod (12 h light: 12 h dark) were held constant during the rearing period. Ammonia (NH_3 ; $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), nitrites (NO_2 ; $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), and water hardness ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ of CaCO_3) were estimated using standard procedures (APHA, 1989) and kept under the tolerance limits for salmonid aquaculture (MAPAQ, 1990). All manipulations involving fish were in agreement with the Canadian Council on Animal Care (CCAC) regulations and supervised by the Animal Care Committee of the Université du Québec à Trois-Rivières.

Reciprocal transplant experiment

The experimental set-up consisted of 24 tanks (76 L) used to simulate littoral ($n=12$) and pelagic ($n=12$) conditions. Each littoral habitat consisted of eight flower pots (top i.d.: 6 cm; bottom i.d.: 5 cm; depth: 7 cm) fixed into a polyethylene plastic floor (Fig. 4.1). Trout pellets (from 0.7 to 1.5 mm) were distributed on the bottom of the pots with a tea infuser spoon to simulate benthic feeding (i.e., foraging on larger prey items on the substrate). The floor of the pelagic habitats was made of a plastic grid (5 mm square mesh) that prevented fish from swimming underneath but allowed uneaten food particles to sink through (Fig. 4.1). Small food pellets (from 0.7 to 1.0 mm) were distributed from automatic overhead feeders that functioned continuously over the 12-h daylight period. Trout pellets sank through the water column in the

pelagic habitat, thus stimulating pelagic feeding conditions (i.e., foraging on small prey items in the water column). The experiment began after their first feeding, when the fry were approximately 5 months old. At this time, fish were large enough to feed on bottom prey; Venne & Magnan (1995) found benthic organisms, such as chironomids, in the diet of young-of-the-year of similar size in the field. Thirty fish per family were transferred into each artificial habitat for a period of 4 months. The reciprocal transplant experiment consisted of four cross types and two artificial habitats with the following treatments: 1) three littoral families in the littoral (LLL) and pelagic (LLP) habitats; 2) three pelagic families in the littoral (PPL) and pelagic (PPP) habitats; 3) three crossed families in the littoral (LPL) and pelagic (LPP) habitats; and 4) three crossed families in the littoral (PLL) and pelagic (PLP) habitat. At the end of the experiment, the fish from each tank were sacrificed with an overdose of MS-222 for morphological comparisons.

Morphological description and variable transformations

Morphological characters were measured on the left side of the fish (Fig. 4.2). The swimming and trophic characters selected were among those the most commonly used to discriminate ecotypes in several polymorphic species (e.g., Robinson & Wilson, 1996; Adams *et al.*, 1998; Jonsson & Skúlason, 2000; Proulx & Magnan, 2002). Morphological characters were measured using a Mytutoyo digital calliper (± 0.01 mm) connected to a data transmitter and a computer database. Fish sex could not be determined due to the small size of individuals. Prior to statistical analysis, each morphological character was first log-transformed and standardized to a mean of 0 and standard deviation of 1 (Fleming *et al.*, 1994). Fish were compared by computing the residuals from the pooled within-group regression line of each morphological character on total length. These residuals are considered to be approximately independent of fish size and should reflect the variation resulting from measurement errors and biological deviations of

individuals from the predicted character–length relationship (Kuhry & Marcus, 1977). Because allometric relationships differed significantly for some morphological characters between cohorts and between the 4-month-old and 9-month-old groups, variables were size-adjusted with each cohort and age groups separately. Differences between the 2002 and 2003 cohorts could be related to the difficulty we had maintaining stable rearing conditions during the first year (2002), which caused mortalities in the pelagic and some crossed families. Two crossed families were lost in the first year. Except for these two groups, the within-family mortality was low, suggesting that morphological difference did not arise by differential mortality (*see* Robinson & Parsons, 2002, for a discussion on this aspect).

Statistical analysis

The 2002 and 2003 cohorts were treated separately in the statistical analyses for the reason mentioned above. We used discriminant function analysis (DFA) to determine if we could reclassify the 4-month-old individuals to their respective cross types. The jackknife method of classification was used to cross-validate group attribution. We also used principal component analysis (PCA derived from the correlation matrix) on the size-adjusted characters to evaluate the correlation structure among all individuals at 4 and 9 months old. PCA summarizes all morphological characters into a set of statistically independent variables, the principal components (PC) (Tabachnick & Fidell, 2001). As the nature of morphological differences is subtle between brook charr ecotypes, PCA has the advantage of making no assumptions about the existence of groups and thus allows for their independent identification (Humphries *et al.*, 1981).

Linear mixed models (Littell *et al.*, 1996; procedure MIXED; SAS statistical package, 2000) on single morphological measurements were used to test the effect of the cross type on

morphology at 4 and 9 months old. An intermediate morphology for crossed fish that compared the pure forms, especially on the basis of the pectoral and dorsal fin lengths, could indicate an additive genetic basis. For the 4-month-old brook charr, the models were built using cross type and family (nested into cross type) as fixed and random effects respectively. For the 9-month-old brook charr, we built our model using cross type, habitat, and their interaction as fixed effects. Family [nested into cross type \times habitat] was used as the random effect. Although we recognized that it was an important issue, we did not attempt to correct probability values for multiple tests given that well-established standard corrections such as Holm's sequential Bonferroni correction can be extremely conservative (Moran, 2003; Peres-Neto *et al.*, 2003). In addition, given that characters present some level of inherent dependence, these corrections may be not the most appropriate when studying plasticity (Proulx & Magnan, 2004). All statistical analyses were done with SAS version 8.0 (SAS statistical package, 2000).

Results

Heritability and morphological position of reciprocal crossed fish (4-month-olds)

The pectoral and dorsal fin lengths of the LL and PP 4-month-old progeny follow the same pattern (in direction and amplitude) as the parental stock for the two experimental cohorts studied (Fig. 4.3). Contrary to our expectations, the morphological position of the crossed families (LP and PL) was not intermediate to the pure families but was closer to the littoral morphology (Fig. 4.3c). The DFA yielded a highly significant difference among groups (2002: λ' lambda = 0.448, F value = 10.41, P value < 0.0001; 2003: λ' lambda = 0.602, F value = 5.96, P value < 0.0001.), with a percent reclassification of 54 and 45% for the 2002 and 2003 cohorts

respectively (the null hypothesis being 25% correct reclassification per group, with four groups; Table 4.1).

For the 2002 cohort, factor 1 of the DFA contributed to separating LP individuals from the others (Fig. 4.4a). An inspection of the standardized canonical coefficients revealed that this cross is mainly characterized by a large mouth (Table 4.2). Factor 2 mostly separated the LL and PP individuals: PP exhibited shorter pectoral and dorsal fins and head depth than LL (Fig 4.4a; Table 4.2). For the 2003 cohort, factor 1 contributed to separating the PP individuals from the others on the basis of the pectoral fin (Fig 4.4b; Table 4.2). Factor 2 partially contributed to separating the PL individuals from the others. Factor 3 did not allow a clear separation of the cross types for either year (not shown).

Univariate analyses led to the same conclusions (Table 4.2): LP and PL were not intermediate to LL and PP. Significant results were obtained for mouth width in 2002 and for pectoral fin and snout lengths in 2003. In other cases, the univariate tests did not reveal any significant differences in morphology among cross types. However, a general trend was observed for both cohorts in the size-adjusted pectoral and dorsal fin lengths: pelagic individuals exhibited shorter fins compared to the other cross types and the LP and PL fish were morphologically closer to littoral than to pelagic individuals (Table 4.2).

Figure 4.5 (a and b) shows the centroids of each single family on the PCA ordination. For both experimental cohorts, the first principal component (PC1) did not allow a clear separation of the families to their respective cross type (Fig. 4.5a). For the 2002 cohort, PC1 contributed to the separation of PP from the other three groups (Fig 4.5a). PP are mainly characterized by shorter

head depth, body depth, caudal peduncle, body width, dorsal fin, and pectoral fin (Fig. 4.5a). PC2 also contributed to the separation of PP from the LL and PL for this cohort. The families of these two latter groups exhibited a longer head and snout and a narrower mouth compared to PP. For the 2003 cohort, PC3 allowed the separation of PP from the three other groups on the basis the pectoral and dorsal fins (Fig. 4.5b).

Reciprocal transplant experiment (9-month-olds)

For both cohorts, PC1 mainly separated the PP and LL from the LP and PL groups on the basis of several traits, including caudal peduncle, body depth, head depth, head length, and lower jaw length (Fig. 4.6a). For the 2002 cohort, PC4 contributed to separating the cross types exposed to the littoral habitat from those exposed to the pelagic one. This PC is correlated with the pectoral fin and to a lesser extent to the mouth and body width (Fig. 4.6b and 4.7a). For the 2003 cohort, PC3 contributed to separating the families from the littoral and pelagic habitats on the basis of the pectoral fin (Fig. 4.6b).

For both cohorts, univariate analyses did not indicate a cross type or a habitat effect on most of the morphological traits (Table 4.3). Only the pectoral fin exhibited a significant reaction norm to habitat for the 2002 cohort, with a 1.0 to 3.0% difference between habitats for the four cross types (Table 4.3). Although not significant, the same trend was observed in the 2003 cohort (Table 4.3). Other characters like mouth width and lower jaw length exhibited a similar reaction norm in terms of the direction and amplitude among cross types, but the differences were not significant (Fig. 4.7a, b). The cross types tended to converge for some morphological characters at the end of the transplant experiment. For example, the traits used to identify the ecotypes in the

field (pectoral and dorsal fins) did not allow the separation of the pure forms after the reciprocal transplant experiment (Fig. 4.7a, b).

Discussion

Heritability and morphological position of the reciprocal crossed fish (4-month-olds)

Our results showed that the characters used to identify ecotypes in the field (pectoral and dorsal fins) were inherited by the progeny of the littoral and pelagic individuals reared under similar laboratory conditions, suggesting genetic-based differences in the morphology of littoral and pelagic brook charr from Lake Ledoux: littoral offspring exhibited longer pectoral and dorsal fins than the pelagic ones. Also, the DFA based on a set of 10 morphological characters allowed for an effective reclassification of individuals into their appropriate cross type. These morphological differences between littoral and pelagic brook charr are known to be stable over time because they have been observed in previous independent studies investigating wild fish (*see Bourke et al.*, 1997; *Dynes et al.*, 1999; *Marchand*, 2001; *Proulx & Magnan*, 2002) as well as laboratory-reared fish (*Proulx & Magnan*, 2004). Furthermore, contrary to our expectations, the DFA indicated that the LP and PL individuals were not clearly intermediate to the pure forms in their morphology but were morphologically closer to the littoral individuals.

The genetic basis behind trophic polymorphism is still not well understood (*Smith & Skúlason*, 1996). In some cases, the underlying nature of the genetic variations seems to be entirely additive. For example, in sympatric populations of anadromous and nonanadromous salmon, the gill rakers of kokanee were substantially shorter than those of sockeye. Reciprocal hybrids were similar to each other and intermediate to their parental morphs for the length and the number of gill rakers, indicating an additive genetic basis for this trait (*see Foote et al.*, 1999).

In other cases, like the scale-eating cichlid fish system of Lake Tanganyika, the orientation of the mouth opening (either left-handed or right-handed) seems to be determined by a simple Mendelian one locus–two allele system, in which dextrality is dominant over sinistrality (Hori, 1993). Considering that gene flow is still thought to occur between the two brook charr forms in the field (Dynes *et al.*, 1999) and that we chose our ecotypes on the basis of the most discriminant characters in the field (*see* Bourke *et al.*, 1997; Proulx & Magnan, 2004; Sacotte & Magnan, *submitted*), we can hypothesize that the lengths of the pectoral and dorsal fins could be under the regulation of a similar genetic mechanism. If this is the case, the longer fins of the littoral individuals could be a dominant character in this system.

The PCA analysis exhibited a partial separation of the families at 4 months old. Even though the LP and PL families were not closely clustered, the PCA indicated that the littoral and pelagic families were morphologically different. As this analysis makes no assumption about the group, this confirmed that our cross type assignment on the basis of the pectoral and dorsal fins was justified. Univariate analyses indicated that most traits did not contribute to separating cross types. These results support the idea that morphological differences between groups are more subtle than those observed in other sympatric pairs of northern freshwater fish (e.g., Malmquist, 1992; Skúlason *et al.*, 1993; Snorrason *et al.*, 1994; Adams *et al.*, 1998).

Reciprocal transplant experiment (9-month-olds)

The results of the reciprocal transplant experiment indicated that most traits did not differ between habitats and did not contribute to the separation of the cross types. At the end of the transplant experiment, only the pectoral fins (used to identify the ecotypes in the field) differed between habitats (2002 cohort) but not among the cross types, suggesting that this character

expressed a reaction norm to the habitat (significant for the 2002 cohort and in the same direction for the 2003 cohort). Thus, habitats that brook charr exploit in the field seem to be determinant in shaping the pectoral fin of littoral individuals. According to Scheiner (1993), phenotypic plasticity is demonstrated when a given morphological character changes its shape to rapidly adapt to a new habitat. Fish of the *Salvelinus* genus exhibit a high potential for plasticity in response to environmental change (Noakes, 1989; McLaughlin *et al.*, 1994; Hutching, 1996). However, the effect of habitat on morphology that we observed was less striking than that observed by Proulx & Magnan (2004) with fish from the same system. Differences in the experimental designs of the two studies could explain this difference. The artificial habitats that we used (i.e., circular 76-L tanks) differed from those used by Proulx & Magnan (2004) (i.e., circular 600-L tanks). In addition, experimental durations were different (4 months in the present study vs. one year in Proulx & Magnan, 2004).

In an exhaustive review on plasticity, Robinson & Parsons (2002) provided a qualitative description of the expected change in morphology related to littoral vs. pelagic conditions. Paired fins (such as pectoral fins) are predicted to be longer in littoral than in pelagic conditions. From a mechanistic point of view, shorter paired fins are expected to reduce the energetic cost of swimming by minimizing drag and improving searching and feeding performances on sparse prey, like zooplankton in open water (Gatz, 1979; Webb, 1984; Drucker & Lauder, 2003). In contrast, longer fins improve hovering and manoeuvrability in a three dimensional space. This is thought to be useful in searching for cryptic prey in a structurally complex environment (such as the littoral zone) (Gatz, 1979; Webb, 1984; Elingher, 1990; Robinson & Parsons, 2002). Thus, the directional change in the pectoral fin length observed in the present study is consistent with

the predictions of functional morphology, suggesting that morphological differences between littoral and pelagic ecotypes are adaptive in brook charr.

The absence of differences in the lengths of the pectoral fin and dorsal fin base between ecotypes after the reciprocal transplant experiments suggests that phenotypic plasticity is playing an important role in this system. In a recent paper, Alexander & Adams (2004) found that inherited differences in trophic morphology of arctic charr from different populations were less striking after a 5-month exposure to a common environment. Their observations suggest that a common rearing and feeding environment erodes the morphological differences through phenotypic plasticity (Alexander & Adams, 2004).

In conclusion, our results indicate that genetic components and phenotypic plasticity both contribute to morphological differences in brook charr ecotypes from this system. However, phenotypic plasticity seems to take precedence over inherited differences. Fish exposed to the littoral habitat exhibited a longer pectoral fin length than those exposed to the pelagic habitat, suggesting a strong capacity for this character to respond to an environmental cue (habitat and feeding mode).

Acknowledgements

We thank Guillaume Lafond, Étienne Drouin, Mélanie Froment, Sylvain Thélème, and Véronique Boily for their invaluable laboratory assistance. We also thank Dr. Andrea Bertolo for his help with statistical analyses. This project was supported by a grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada and the Canada Research Chair program to P. Magnan. S. Sacotte was supported by a post-graduate fellowship from NSERC.

References

- Adams, C. E., Fraser, D., Huntingford, F. A., Greer, R. B., Askew, C. M. & Walker, A. F. (1998). Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **52**, 1259-1271.
- Alekseyev, S. S., Samusenok, V. P., Matveev, A. N. & Pichugin, M. Y. (2002). Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia. *Environmental Biology of Fishes* **64**, 97-114.
- Alexander, G. D. & Adams, C. E. (2004). Exposure to a common environment erodes inherited between-population trophic morphology differences in Arctic charr. *Journal of Fish Biology* **64**, 253-257.
- Andersson, J. (2003). Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Evolutionary Ecology Research* **5**, 213-228.
- APHA (American Public Health Association), American Water Works Association, and Water Pollution Control Federation. (1989). *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 17th ed. APHA Press. Washington, D.C.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez., M. A. (1997). Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology* **51**, 783-794.
- Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez., M. A. (1999). Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology* **13**, 19-31.
- Day, T., Pritchard, J. & Schluter, D. (1994). A comparison of two sticklebacks. *Evolution* **48**(5), 1723-1734.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**(2), 77-81.

- Drucker, E. G. & Lauder, G. V. (2003). Function of pectoral fins in rainbow trout: behavioral repertoire and hydrodynamic forces. *Journal of Experimental Biology* **206**, 813-826.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. & Rodriguez, M. A. (1999). Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**, 955-972.
- Ehlinger, T. J. (1990). Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**, 886-896.
- Fleming, I. A., Jonsson, B. & Gross, M. R. (1994). Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 2808-2824.
- Foote, C. J., Moore, K., Stenberg, K., Craig, K. J., Wenburg, J. K. & Wood, C. C. (1999). Genetic differentiation in gill raker number and length in sympatric anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Environmental Biology of Fishes* **54**, 263-274.
- Gatz, A.J., Jr. (1979). Community organisation in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* **60**, 711-718.
- Gíslason, D., Ferguson, M. M., Skúlason, S. & Snorrason, S. S. (1999). Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 2229-2234.
- Gotthard, K. & Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* **74**, 3-17.
- Hori, M. (1993). Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* **269**, 216-219.

- Humphries, J. M., Bookstein, F. L., Chernoff, B., Smith, G. R., Elder, R. L. & Poss, S. G. (1981). Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology* **30**(3), 291-308.
- Hutchings, J. A. (1996). Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *Ecoscience* **3**, 25-32.
- Kuhry, B. & Marcus, L. F. (1977). Bivariate linear models in biometry. *Systematic Zoology* **26**, 201-209.
- Jonsson, B. & Skúlason, S. (2000). Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlíðarvatn, a shallow Icelandic lake. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**, 55-74.
- Littell, R. C. , Milliken, G. A., Stroup, W. W. & Wolfinger, R. D. (1996). SAS System for mixed models. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Malmquist, H. J. (1992). Phenotype-specific feeding behaviour of two arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia* **92**, 354-362.
- Marchand, F., Magnan, P. & Boisclair, D. (2003). Differential time budgets of two forms of juvenile brook charr in the open-water zone. *Journal of Fish Biology* **63**, 687-698.
- MAPAQ (Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation Québec) (1990). Atelier de travail sur la génétique des salmonidés d'élevage au Québec. Cahier de conférences. Gouvernement du Québec, Québec. 81 pp.
- McLaughlin, R. L., Grant, J. W. A. & Kramer, D. L. (1994). Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 268-279.

- Mittlebach, G. G., Osenberg, C. W. & Wainwright, P. C. (1999). Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: Phenotypic plasticity or evolution? *Evolutionary Ecology Research* **1**, 111-128.
- Moran, M. D. (2003). Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos* **100**, 403-405.
- Noakes, D. L. (1989). Early life history and behaviour of charrs. *Physiology and Ecology Japan Spec.* **1**, 173-186.
- Peres-Neto, P. R., Jackson, D. A. & Somers, K. M. (2003). Giving meaningful interpretation to ordination axes: assessing loading significance in principal component analysis. *Ecology* **84**, 2347-2363.
- Peres-Neto, P. R. & Magnan, P. (2004). The influence of swimming demand on phenotypic plasticity and morphological integration: a comparison of two polymorphic charr species. *Oecologia* **140**, 36-45.
- Piper, R. G., McElwain, I. B., Orme, L. E., McCraren, J. P., Fowler L. G. & Leonard, J. R. (1982). *Fish hatchery management*. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. 517 pp.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2002). Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environnemental Biology of Fishes* **64**(1), 127-136.
- Proulx, R. & Magnan, P. (2004). Contribution of phenotypic plasticity and heredity to the trophic polymorphism of lacustrine brook charr (*Salvelinus fontinalis* M.). *Evolutionary Ecology Research* **6**, 503-522.

- Robinson, B. W. & Parsons, K. J. (2002). Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1819-1833.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S. (1994). Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *The American Naturalist* **144**, 596-627.
- Robinson, B. W. & Wilson D. S. (1996). Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* **10**, 631-652.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Macchi, P. J. & Alonso, M. F. (1998). Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* **65**, 191-214.
- SAS Institute Inc. (2000). *SAS/STAT User's Guide, Release 8.0*. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Scheiner, S. M. (1993). Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Reviews in Ecology and Systematic* **24**, 35-68.
- Skúlason, S., Noakes, D. L. G. & Snorrason, S. S. (1989). Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of Arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland. *Biological Journal of the Linnean Society* **38**, 281-301.
- Skúlason, S. & Smith, T. B. (1995). Resource polymorphism in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 366-370.
- Skúlason, S., Snorrason, S. S., Ota, D. & Noakes, D. L. G. (1993). Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Animal Behaviour* **45**, 1179-1192.

- Smith, T. B. & Skúlason, S. (1996). Evolutionary significance of resource polymorphism in fishes, amphibians and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**, 111-133.
- Snorrason S. S., Skúlason, S., Jonsson, B., Malmquist, H. J., Jónasson, P. M., Sandlund, O. T. & Lindem, T. (1994). Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenic niche shifts. *Biological Journal of the Linnean Society* **52**, 1-18.
- Svanbäck, R. & Eklöv, P. (2002). Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenic growth trajectories in perch. *Oecologia* **131**, 61-70.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L. S. (2001). Using multivariate statistics, 4th ed. Boston: Allyn and Bacon.
- Venne, H. & Magnan, P. (1995). The impact of intra- and inter-specific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* **46**, 669-686.
- Webb, P. W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**, 107-120.

Table 4.1. Number and percentage of individuals correctly reclassified to each cross type by the discriminant function analysis. The jackknife method of classification was used to cross-validate group attribution. The numbers in bold correspond to the number of individuals correctly reclassified within each cross type.

Discriminant analysis grouping	<i>A priori</i> grouping							
	Year 2002				Year 2003			
	LL	LP	PL	PP	LL	LP	PL	PP
LL	35	11	21	19	24	19	15	25
LP	12	64	4	8	19	37	18	8
PL	25	6	43	14	12	20	37	16
PP	11	14	17	47	15	7	9	54
N	83	95	85	88	70	83	79	103
Correctly assigned (%)	41	73	49	53	29	45	44	64
Total correctly assigned (%)	54				45			

Table 4.2. Results of the discriminant function analysis on the size-adjusted morphological measurements of the 4-month-old brook charr and univariate mixed models to test for the effect of the cross type on the morphology. The family nested within the cross type was used as the random effect. The values in bold represent the highest score for a morphological character in the discriminant function analysis.

Year	Morphological character	Cross type mean-size adjusted (<i>SE</i>) [*]				Canonical score			Univariate results
		LL	LP	PL	PP	Factor 1	Factor 2	Factor 3	<i>F</i> value
2002	Pectoral fin length	7.50 (0.16)	7.54 (0.11)	7.58 (0.04)	7.10 (0.24)	0.151	0.656	0.470	2.41
	Dorsal fin length	6.24 (0.18)	6.17 (0.05)	6.24 (0.08)	5.97 (0.06)	0.134	0.484	0.066	3.77
	Caudal peduncle depth	5.02 (0.04)	5.02 (0.05)	5.07 (0.03)	5.02 (0.07)	-0.128	-0.304	0.441	0.42
	Body depth	10.05 (0.04)	10.04 (0.10)	10.10 (0.13)	10.06 (0.01)	-0.030	-0.519	0.589	0.21
	Head depth	9.16 (0.10)	8.96 (0.08)	8.97 (0.07)	8.85 (0.06)	-0.227	0.540	-1.101	2.82
	Head length	11.09 (0.05)	10.97 (0.05)	11.09 (0.03)	10.95 (0.06)	-0.031	0.147	-0.006	0.21
	Lower jaw length	7.62 (0.06)	7.55 (0.08)	7.54 (0.08)	7.51 (0.08)	0.026	0.111	-0.130	0.33
	Snout length	2.74 (0.03)	2.66 (0.02)	2.78 (0.02)	2.71 (0.02)	-0.154	-0.074	0.151	2.53
	Body width	5.79 (0.06)	5.77 (0.03)	5.73 (0.08)	5.73 (0.04)	-0.101	0.053	-0.303	0.35
	Mouth width	3.74 (0.05) ^a	4.13 (0.07) ^b	3.63 (0.03) ^a	3.72 (0.02) ^a	1.027	-0.158	-0.016	18.16 ^{††}
2003	Pectoral fin length	8.08 (0.01) ^{ab}	8.26 (0.17) ^b	8.15 (0.13) ^{ab}	7.71 (0.07) ^a	0.817	0.069	0.034	5.22 [†]
	Dorsal fin length	6.41 (0.11)	6.41 (0.25)	6.38 (0.04)	6.15 (0.04)	0.450	0.033	0.459	1.01
	Caudal peduncle depth	5.16 (0.05)	5.10 (0.05)	5.01 (0.03)	5.05 (0.03)	0.344	-0.929	0.034	2.51
	Body depth	11.14 (0.08)	10.93 (0.13)	11.09 (0.05)	11.14 (0.12)	-0.324	0.754	0.583	0.78
	Head depth	9.73 (0.06)	9.64 (0.10)	9.53 (0.19)	9.73 (0.03)	-0.318	-0.619	-0.451	0.71
	Head length	12.67 (0.08)	12.64 (0.13)	12.52 (0.05)	12.58 (0.16)	-0.016	-0.325	0.069	0.33
	Lower jaw length	8.41 (0.08)	8.40 (0.09)	8.40 (0.13)	8.35 (0.06)	0.159	0.072	-0.047	0.07
	Snout length	3.49 (0.05) ^a	3.28 (0.03) ^b	3.36 (0.06) ^{ab}	3.49 (0.05) ^a	-0.421	-0.187	0.649	5.08 [†]
	Body width	6.15 (0.05)	6.10 (0.06)	6.18 (0.11)	6.16 (0.09)	0.087	0.358	0.015	0.11
	Mouth width	3.76 (0.07)	3.71 (0.09)	3.73 (0.03)	3.78 (0.03)	-0.111	0.114	-0.019	0.13
	<i>Total length</i>	64.82 (1.78)	63.64 (2.13)	66.81 (2.52)	64.35 (0.87)	-	-	-	0.54

^{*}Length adjusted to a grand mean of 57 mm in 2002 and 65 mm in 2003. *SE* was calculated from the mean of the three families for a given cross type. [†]: *P* value ≤ 0.05, ^{††}: *P* value < 0.01.

Table 4.3. Reaction norm means (% and mm) expressed by each cross type for all morphological variables. The reaction norm represents the morphological difference between the mean of a given character across habitat type for each cross type; the univariate mixed models test for the effect of cross type, habitat, and their interaction on the morphology after the reciprocal transplant experiment (9-month-olds). Family [cross type \times habitat] was used as the random effect.

Year	Morphological character	Reaction norm								Univariate results		
		LL		LP		PL		PP		Form effect	Habitat effect	Interaction
		(mm)	%*	(mm)	%*	(mm)	%*	(mm)	%*	<i>F</i> value	<i>F</i> value	<i>F</i> value
2002	Pectoral fin length	-0.45	-3.0	-0.38	-2.6	-0.14	-1.0	-0.28	-1.9	0.51	9.67 ^{††}	0.15
	Dorsal fin length	-0.02	-0.2	0.00	0.0	0.01	0.0	-0.01	0.0	0.30	0.01	0.01
	Caudal peduncle depth	0.09	0.9	-0.01	-0.1	-0.06	-0.6	0.04	0.4	0.59	0.11	0.34
	Body depth	0.23	1.1	-0.19	-0.9	-0.22	-1.0	-0.20	-0.9	3.38 [†]	1.25	1.94
	Head depth	0.04	0.2	-0.12	-0.7	-0.21	-1.2	-0.06	-0.3	1.89	1.37	0.52
	Head length	0.06	0.3	0.02	0.1	-0.06	-0.3	-0.11	-0.5	1.25	0.03	0.07
	Lower jaw length	0.08	0.5	0.19	1.4	0.10	0.7	0.09	0.6	0.82	0.50	0.02
	Snout length	-0.01	-0.2	-0.10	-1.7	-0.11	-1.9	0.02	0.3	0.25	0.47	0.21
	Body width	0.23	1.9	-0.12	-0.9	0.02	0.1	-0.09	-0.8	0.22	0.01	0.20
	Mouth width	-0.08	-1.2	-0.10	-1.5	0.01	0.2	-0.07	-1.0	2.55	1.83	0.30
2003	Pectoral fin length	-0.14	-0.9	-0.48	-3.2	-0.01	0.0	-0.08	-0.5	0.34	1.62	0.57
	Dorsal fin length	-0.07	-0.6	-0.17	-1.5	0.16	1.5	-0.01	-0.1	1.01	0.02	0.20
	Caudal peduncle depth	0.07	0.7	-0.01	0.0	0.18	1.9	0.08	0.8	0.42	1.44	0.35
	Body depth	-0.04	-0.2	-0.04	-0.2	0.11	0.5	-0.11	-0.5	0.93	0.02	0.29
	Head depth	0.09	0.5	-0.15	-0.8	-0.03	-0.2	0.19	1.0	0.61	0.19	0.92
	Head length	0.12	0.5	-0.04	-0.2	-0.12	-0.5	0.36	1.6	0.04	0.19	0.30
	Lower jaw length	0.06	0.4	0.16	1.1	0.03	0.2	0.13	0.9	0.20	0.52	0.05
	Snout length	-0.04	-0.7	-0.07	-1.2	-0.04	-0.6	0.03	0.5	2.87	0.14	0.09
	Body width	-0.24	-1.9	-0.43	-3.5	0.09	0.8	-0.05	-0.4	1.40	0.84	0.47
	Mouth width	-0.13	-1.9	-0.09	-1.3	-0.03	-0.4	0.00	0.0	1.65	1.68	0.28

* The % difference of a given morphological character between the littoral (*L*) and pelagic (*P*) habitat means was calculated as $100 \times (x_P - x_L) / x_L$. [†]: $P \leq 0.05$, ^{††}: $P < 0.01$

Figure captions

Figure 4.1. Representation of the artificial habitats simulating pelagic and littoral lacustrine conditions in the 76-L experimental tanks. Top (a) and lateral (b) views of the pelagic and littoral habitats.

Figure 4.2. Location of the morphological characters related to feeding and swimming measured on the left sides of the young-of-the-year brook charr. SL: snout length; LJJ: lower jaw length; HL: head length; HD: head depth at the operculum; MW: mouth width; PFL: pectoral fin length; DFB: dorsal fin base length; BD: body depth; CPD: caudal peduncle depth; BW: body width.

Figure 4.3. Size-adjusted pectoral and dorsal fin lengths for each adult female brook charr (a), each adult male brook charr (b), and the mean ($\pm SE$) for their progeny (c). For adults, filled circles represent the littoral individuals while open circles represent the pelagic individuals. LLx (littoral individuals) and PPx (pelagic individuals) represent the individuals used for the creation of family x. For the young-of-the-year, the filled circles represent the littoral families (LLx), the open circles the pelagic families (PPx), the filled triangles the families from crosses between a littoral female and a pelagic male (LPx), and the open triangles the families from crosses between a pelagic female and a littoral male (PLx). The left panels represent the adults and the progeny from the 2002 cohort; the right panels represent the adults and the progeny from the 2003 cohort.

Figure 4.4. Scatterplots of the individual scores from the discriminant function analysis (DFA) for the 2002 (a) and 2003 (b) cohorts with 50% ellipsoids for each cross type plotted on the first two factors. The solid-line ellipses represent the individuals of the pure forms (LL and PP); the dashed-line ellipses represent the individuals from crosses between the pure forms (LP and PL).

Figure 4.5. Principal component analysis (PCA) indicating the position of each family. Each symbol represents the centroid of a single family: filled circles represent the littoral families, open circles represent the pelagic families, filled triangles represent the families from crosses between littoral females and pelagic males, and open triangles represent the families from crosses between pelagic females and littoral males. The arrows represent the correlations between individual scores and morphometric characters (see Fig. 2 for character abbreviations). The left panels represent the 2002 cohort; the right panels the 2003 cohort. Dotted ellipses regroup the littoral and pelagic families.

Figure 4.6. Principal component analysis (PCA) indicating the positions of the cross type. Each symbol represents the centroid of a cross type in a given habitat (L: littoral; P: pelagic). The filled circles represent the LL groups, the open circles represent the PP groups, the filled triangles represent the LP groups, and the open triangles represent the PL groups. The arrows represent the correlations between individual scores and morphometric characters (see Fig. 2 for character abbreviations). The left panels represent the 2002 cohort; the right panel the 2003 cohort.

Figure 4.7. Reaction norms for the 2002 (a) and 2003 (b) cohorts expressed by each cross type. The filled circles represent cross types in the littoral habitat, while open circles represent cross types in pelagic habitat. The error bars (*SE*) were calculated from the mean of the three families for each given cross type. The error cannot be calculated in 2002 for the LP and PL groups ($n=2$) due to missing families. Thus, the smaller dots represent the mean value for the families of these cross types.

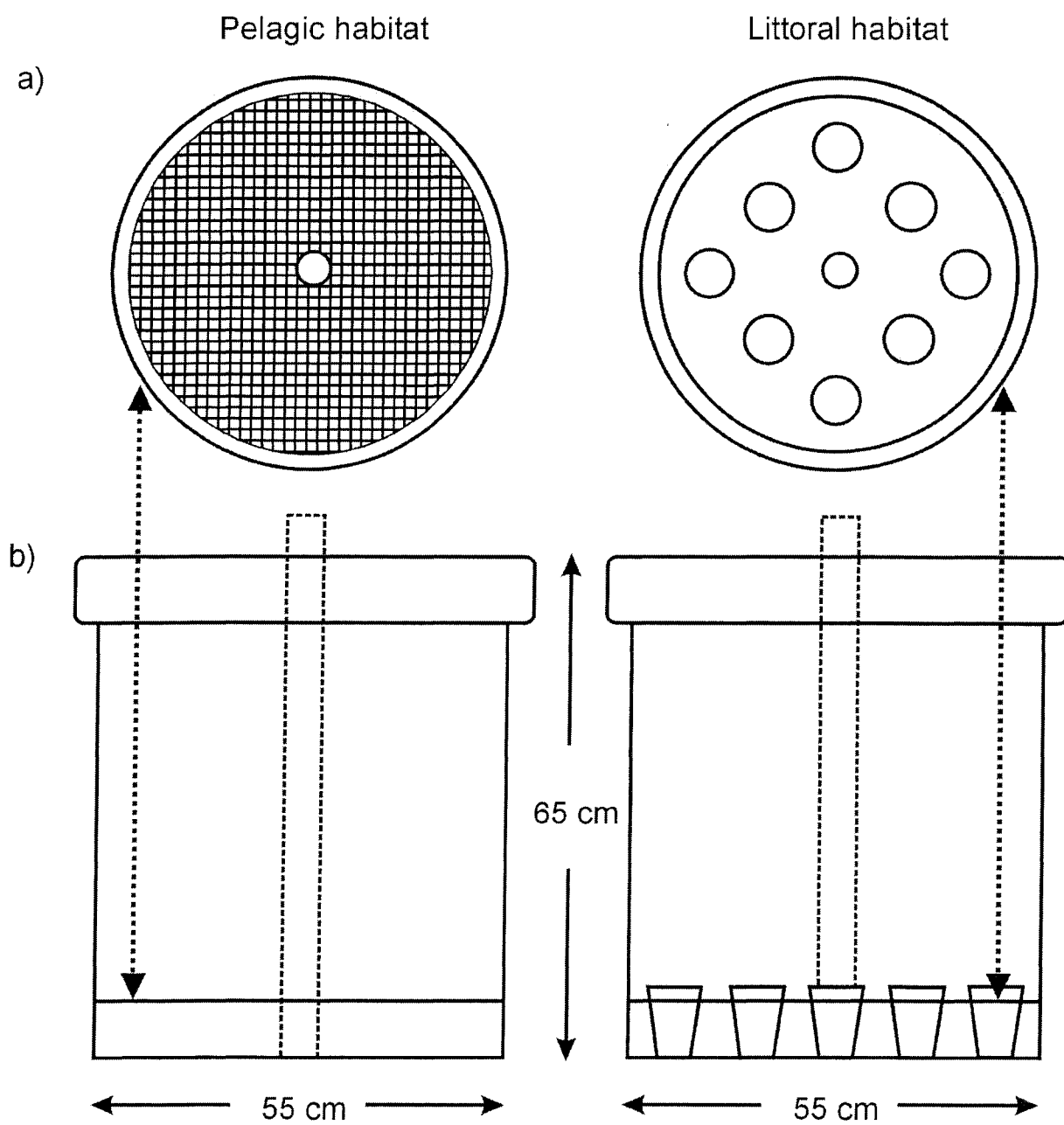


Fig. 4.1

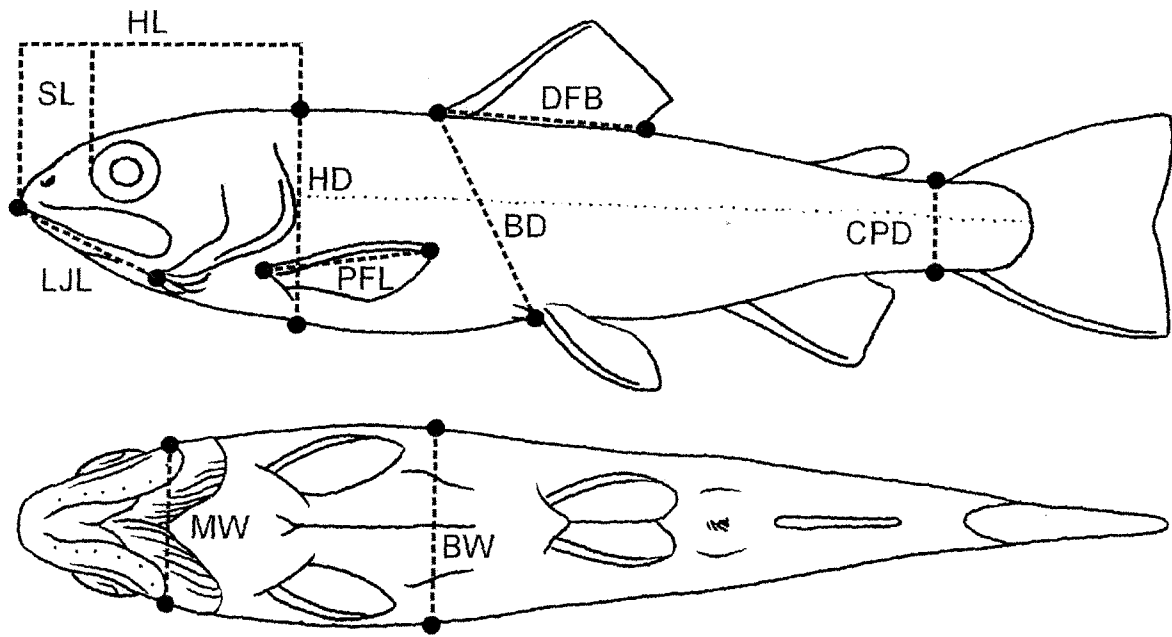


Fig. 4.2

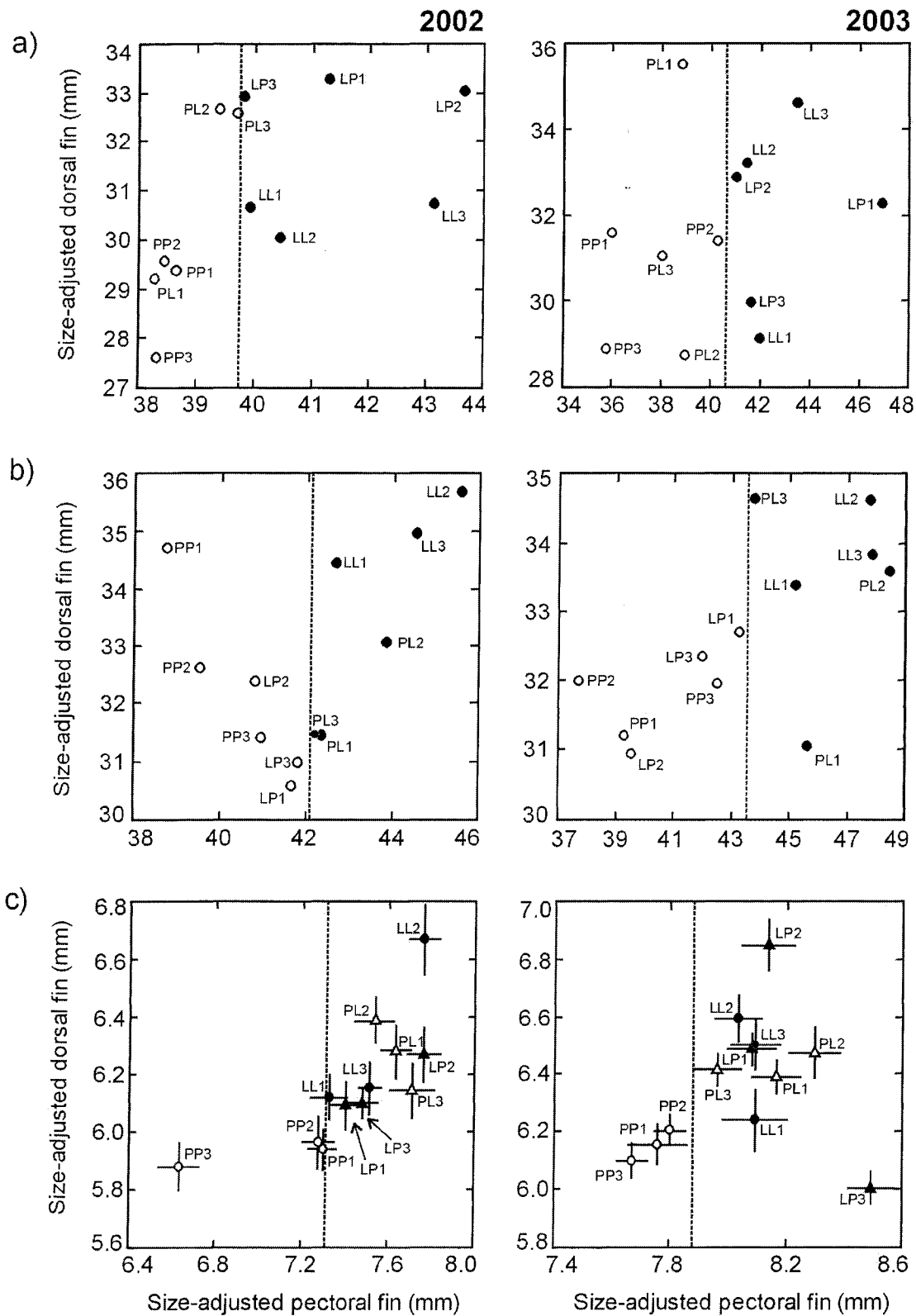


Fig. 4.3

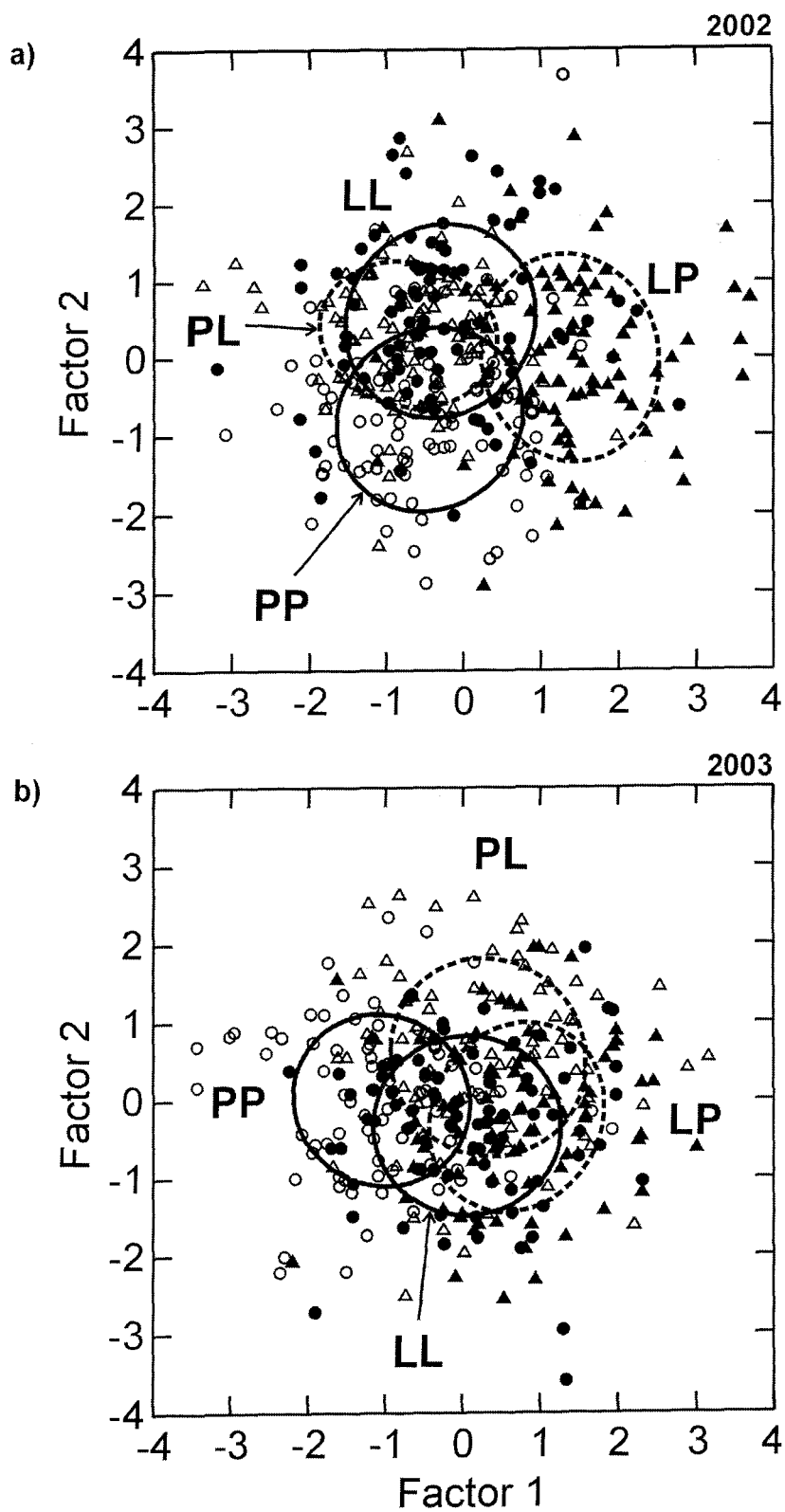


Fig. 4.4

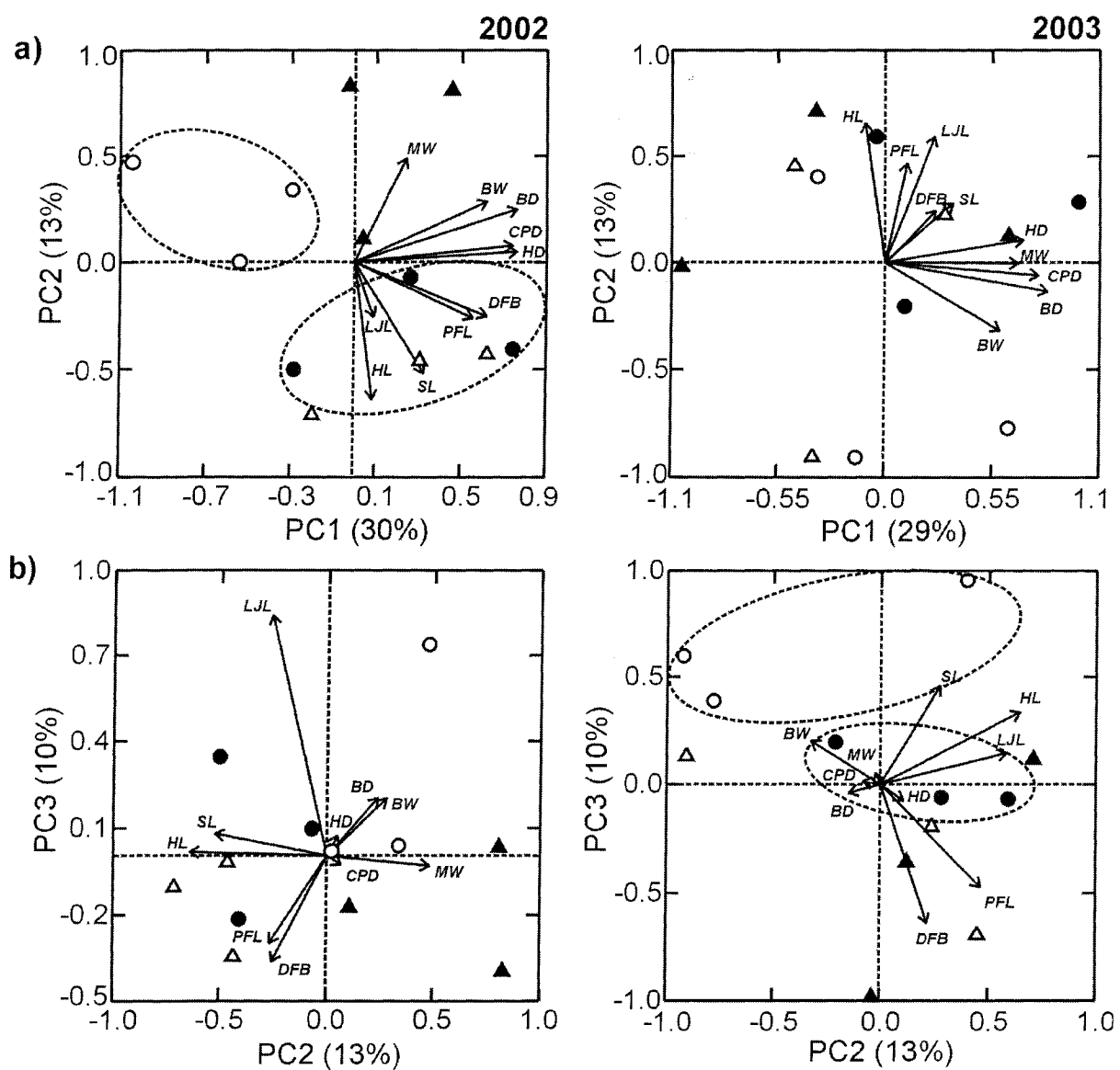


Fig. 4.5

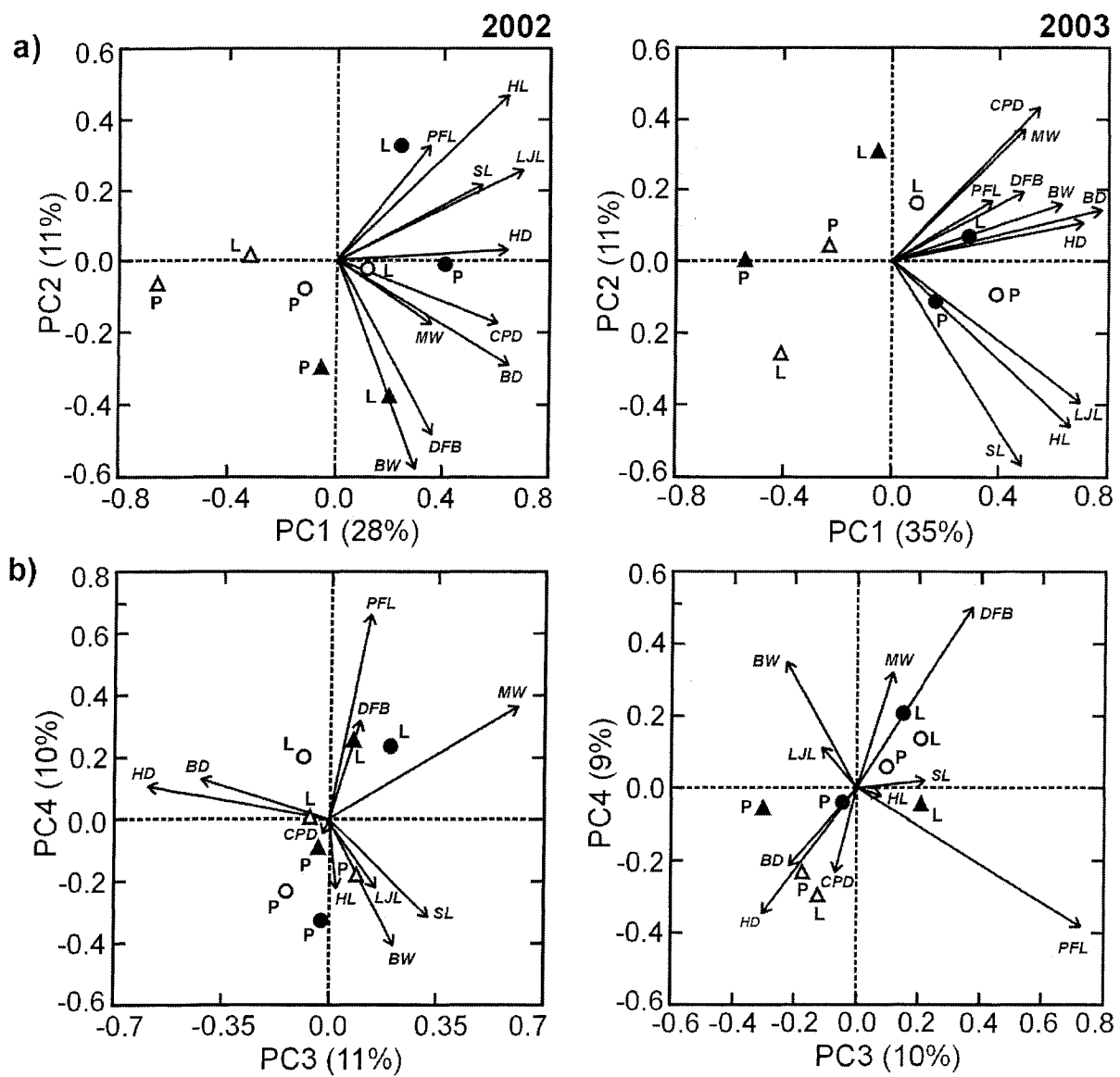


Fig. 4.6

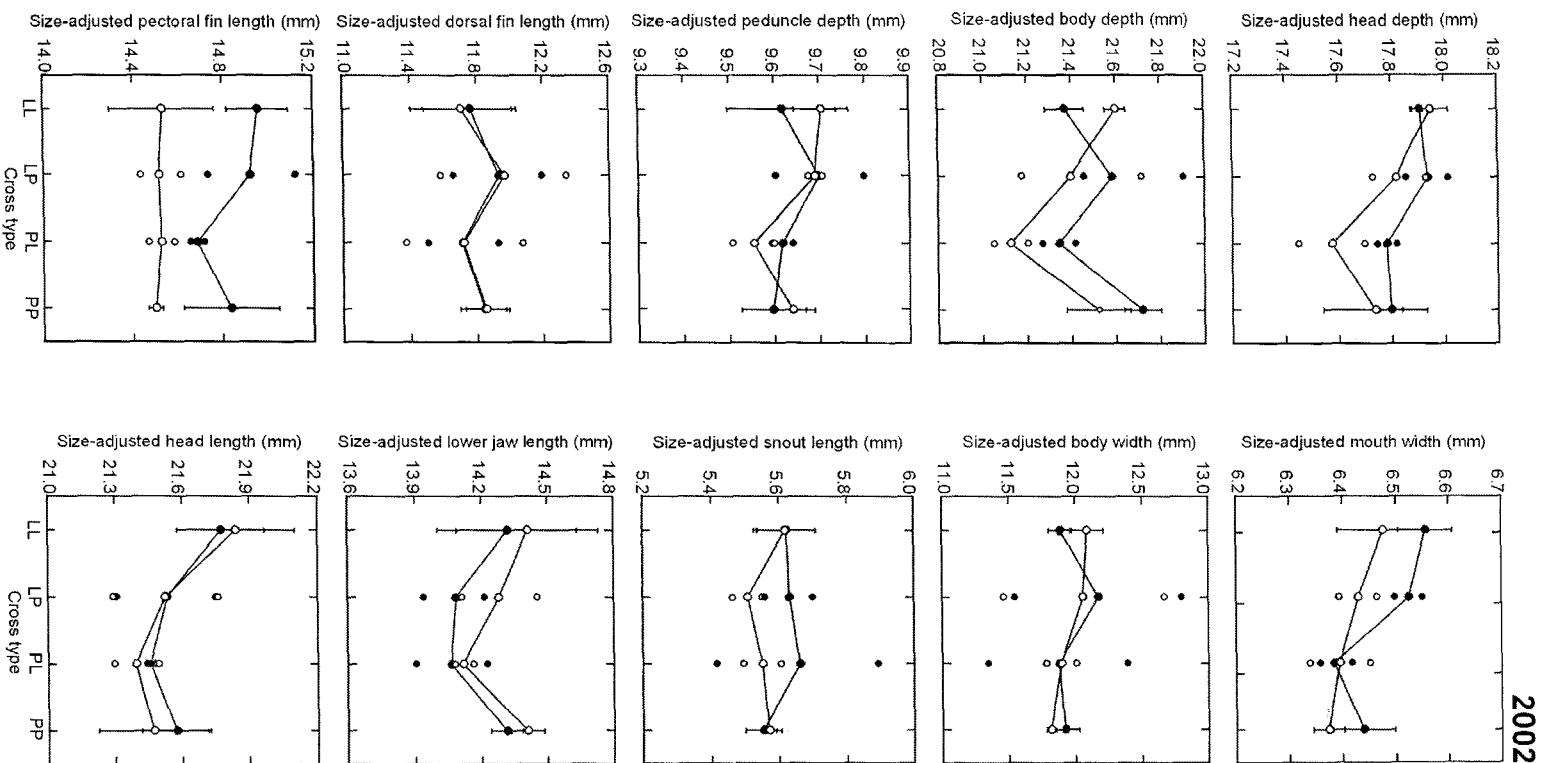


Fig. 4.7a

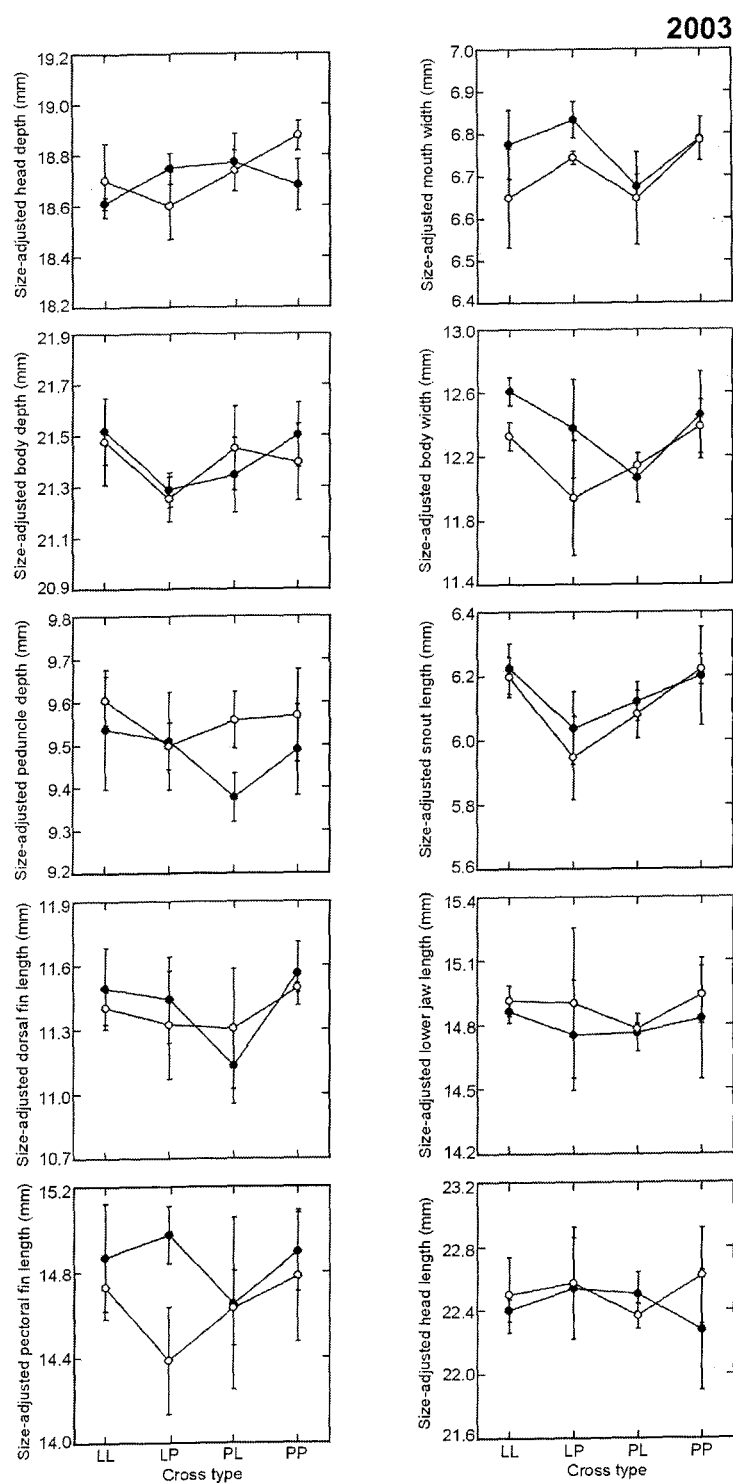


Fig. 4.7b